Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)
der Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität

zu

München

vorgelegt

von

Ludwiga Gurlitt
aus Graz.

Dresden,
Druck von C. Heinrich.
1917.

Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät (II. Sektion)
der Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität

zu

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

München

vorgelegt

von

Ludwiga Gurlitt
aus Graz.

Dresden,
Druck von C. Heinrich.
1917.

Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen.

Von

Ludwiga Gurlitt aus Graz.

Mit 32 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Unsere Kenntnis der Nährstoffkonzentrationen, wie sie in verschiedener Weise von einzelnen Pflanzengruppen — Kryptogamen sowohl als Blütenpflanzen — gefordert werden, ist noch eine sehr lückenhafte.

Von Phanerogamen ist nur eine äußerst beschränkte immer wiederkehrende Auswahl von Spezies zur Untersuchung herangezogen worden. Es handelt sich meist um *Phasaeolus, Pisum, Zea Mais, Vicia faba, Panicum, Lepidium* und wenige andere. Die Grenzen der für sie zuträglichen Nährsalz-Konzentrationen werden mit 1—5‰ angegeben. Versuche mit höheren Konzentrationen finden sich kaum, höchstens zufällige Beobachtungen, wie eine Angabe von Knop, daß *Phasaeolus* in 5‰ KNO_3 (im Brunnenwasser gelöst) kultiviert noch weiter gedieh, als der Salzgehalt infolge langsamer Verdunstung auf 25‰ gestiegen war. Im Allgemeinen wurde der Frage nach einer eventuellen Steigerung der Konzentration wenig Interesse geschenkt — umsomehr, als die Bestimmung des Gehaltes von Böden durch die wechselnden Adsorptionsverhältnisse eine sehr schwierige ist. Man beschränkte sich auf die Konstatierung salzarmer und reicher Standorte.

Die ausführlichste Arbeit über das Verhalten von Pflanzen gegen Konzentrationsschwankungen ihrer Nährlösungen stammt von Stange. Neben den oben erwähnten Objekten kultivierte er typische Salzpflanzen *(Cochlearia, Plantago maritima)*. Die Steigerung des osmotischen Druckes bewirkte er durch Zugaben von KNO_3 zu 2‰ Knop'scher Lösung. Die obere Grenze für Salpeterpflanzen *(Lupinus* und *Phasaeolus)* findet er bei 22‰ Gehalt, dem ein Turgor von 0,6 Mol in den Pflanzenzellen gegenübersteht. Diese Werte steigen für die Kochsalzpflanzen durch Gaben von NaCl bis 30‰ *(Cochlearia)* mit einem Höchstdruck von 0,9 Mol (mit Kochsalz gemessen). Die Möglich-

keit aber einer weiteren Steigerung des Turgors berührt er nur mit einem Hinweis auf die Ruderalpflanzen. Es war ihm nämlich der Druck von 0,8—1,1 Mol KNO_3 in den Zellen von *Chenopodium Botrys* und *Atriplex* aufgefallen, die in Erde wuchsen und mit 2,5‰ Knop begossen wurden. Diese Art der Kultur läßt natürlich kein genaues Urteil über die Substratkonzentration zu.

Rysshelberge hat genaue Untersuchungen über die Fähigkeit der Zellen von *Tradescantia discolor*, sich hypertonischen Lösungen anzupassen, ausgeführt — der Vorgang soll nach dem Weber'schen Gesetz stattfinden.

Von den Arbeiten, die sich mit der Messung des osmotischen Druckes der Zellen am natürlichen Standort der Pflanze beschäftigen, wäre eine Zusammenstellung von Drabble zu erwähnen. Sie gibt eine Reihe von Drucken von 3389,6 mm Hg angefangen und langsam bis 14958 mm Hg steigend an, wie sie Bewohnern verschiedener Standorte von submersen Pflanzen bis zur Salzsteppenflora zugeordnet sind.

Die höchsten Drucke hat Fitting an seinen Wüstenpflanzen konstatiert, wo Drucke von 3 Mol KNO_3 = 100 Atmosphären nicht selten waren. Angaben über den Gehalt des Bodens finden sich nur andeutungsweise.

Unter den Kryptogamen sind besonders die Algen zu ernährungs-physiologischen Experimenten verwendet worden. Ihr Auftreten im Süß- und Salzwasser gab reichlich Veranlassung dazu. Um einige davon zu erwähnen: Richters Kulturversuche von Süßwasseralgen in Kochsalzlösungen zeigten, daß *Anabaena* durch langsame Steigerung an 60‰ NaCl, *Oscillaria* sogar an 80‰ gewöhnt werden konnte. Die dabei eintretenden Gestaltsveränderungen der Zelle bilden eine Paralelle zu den bei meinen Versuchen an Moosprotonemen induzierten.

Artari studierte den osmotischen Einfluß verschiedener Stoffe. *Chlorella* wurde erst von 40‰ KNO_2, 50‰ $NH^4 NO_3$ oder 80‰ KNO_3 getötet. Glukosekulturen schädigten Stichococcus bei 25‰, Scenedesmus schon bei 10‰. Die bei diesen letzteren angegebenen Formveränderungen zeigen mit Richters NaCl-Kulturen verglichen gerade entgegengesetzte Tendenz.

Auf eine Arbeit von Livingston über Palmellenstadien bei *Stigeoclonium* komme ich später zu sprechen.

Das Verhalten von Laub- und Lebermoosen, speziell ihrer Vorkeime bei Konzentrationssteigerung ihres Mediums ist meines Wissens nach nicht untersucht worden. Die Angaben beschränken sich auf chemische Wirkungen einzelner Salze, auf die untere Grenze der Nährstoffkonzentration, auf die durch Ausschalten einzelner Stoffe bewirkten Reaktionen. Nur Servettaz macht Bemerkungen über die Widerstandsfähigkeit des Protonemas gegen osmotische Drucke. Er gibt bei 8‰ Detmer'scher Nährlösung binnen 3 Wochen völliges Absterben an. Diese niedere Zahl hat sich durch meine Versuche nicht bestätigt.

Alle für die grünen Pflanzen gefundenen Werte werden jedoch

weit von den Pilzen übertroffen. Unter ihnen weist *Zygosaccharomyces mellis acidi*, der den Honig vergärt, die bedeutendste Osmophilie auf: er lebt in 80% Glukose, was einem Druck von 80—100 Atmosphären entspricht.

In folgender Arbeit soll 1. das Verhalten der Laubmoose bei Steigerung der Nährstoffkonzentration untersucht werden. Es wird sich dabei in erster Linie um das Protonema handeln. Besondere Rücksicht wird auf *Funaria hygrometrica* genommen werden, deren Standort auf besondere Widerstandsfähigkeit schließen ließ.

2. Wird der Versuch gemacht, die Ruderalpflanzen und die Lägerflora der Alpen unter osmotischen Gesichtspunkten zu vereinen, sie als physiologische Gruppe herauszustellen. Es wird dabei das Verhältnis zwischen Turgor und Substratkonzentrationen zu berühren sein.

I. Teil: Moose.

I. Allgemeines über die Protonema-Kulturen.

Wenn im Folgenden besondere Angaben über Licht, Temperatur etc. fehlen, handelt es sich um die hier angegebenen äußeren Verhältnisse:

Gefäße: Esmarch-Glasschalen, mit dem Deckel verschlossen.

Lösung: Bis zur halben Höhe der Schale, nicht erneut.

Licht: Niemals Sonne, am Fensterbrett eines großen Nordfensters.

Temperatur: Der Jahreszeit nach schwankend zwischen 15—20° C.

Die Aussaat erfolgt durch Ausschütteln reifer Mooskapseln und zwar versuchte ich alle Schalen von Parallelkulturen mit den Sporen des gleichen Sporogons zu beschicken, um individuelle Verschiedenheiten auszuschließen.

Die Maße der Sporen wurden möglichst gleich groß genommen, um jegliche Beeinflussung der Ernährungsbedingungen durch die verschiedene Menge des gebildeten Protonemas hintanzuhalten. Zur Untersuchung wurde das gekeimte Material mit der Pipette entnommen. Auch das Übertragen in andere Kulturschalen erfolgte auf diesem Wege, die kleine Menge der mitgebrachten Flüssigkeit verschwindet in dem soviel größeren Volumen der zweiten Lösung.

Was die Beschreibung des Verhaltens der Moosprotonemen betrifft, möchte ich noch bemerken: die angegebenen Resultate sind das Produkt mehr oder weniger oft wiederholter Kulturen. Das Objekt ist ein höchst plastisches und so leuchtet es ein, daß unter den unzähligen Protonemafäden ein und derselben Kultur

nicht Unformität herrschen kann, selbst in den homogensten treten hie und da Sondererscheinungen auf. Solange ihr Prozentsatz ein bescheidener bleibt, sind sie ein Ausdruck der Mannigfaltigkeit organischer Bildung, nicht in das Bereich der Überlegungen gezogen. Es wird sich aber zeigen, daß in manchen Fällen gerade diese Vielgestaltigkeit als Charakteristikum zu verwenden ist. Auf genaue Zeitangaben habe ich keinen Wert gelegt. Es zeigte sich nämlich bald, daß je nach der Jahreszeit, durch Schwankungen in Temperatur und Lichtgenuß sowohl die Keimung der Sporen als auch die Wachstumsgeschwindigkeit des Protonemas variiert. Da aber die durch die Nährlösung bedingten Formveränderungen trotzdem auftraten — beschleunigt oder verzögert —, hatte die Zeitdifferenz keinen Einfluß auf die Resultate.

Genaue Angaben für Keimungsdauer finden sich bei Schöne, Servettaz u. a. m.

Ich gehe zur Beschreibung der einzelnen Versuche über und beginne mit den Protonemakulturen von *Funaria hygrometrica* in Knop'scher Nährlösung.

II. Funaria hygrometrica in verschiedenen Konzentrationen Knop'scher Nährlösung.

Knop'sche Nährlösung weist folgenden Salzgehalt auf:

$Ca(NO_3)_2$	1.00
$MgSO_4$	0,25
KH_2PO_4	0,25
KCl	0,12
$FeCl_3$	Spur

in destilliertem Wasser gelöst. Das Hinzufügen von Eisenchlorid, das in hohen Konz. leicht störende Niederschläge hervorruft, erübrigt sich, weil die chemisch nicht reinen anderen Salze genug Eisen enthalten, um den Bedarf zu decken. Um das Ausfallen von $CaSO_4$ hintanzuhalten, wurde von 10‰ aufwärts Salpeter statt $Ca(NO_3)_2$ verwendet. K_2HPO_4 läßt früher Niederschläge auftreten als KH_2PO_4. (Vergleiche Tottingham's Angabe.)

Die im folgenden angewandten Konzentrationen liegen zwischen 1‰ – 40‰. Selbstverständlich tritt auch in geringeren Keimung und Wachstum auf, was schon des Öfteren beschrieben wurde — auch außerhalb meines Themas fällt.

Ich möchte die Kulturergebnisse zunächst tabellarisch zusammenstellen und dann die einzelnen Punkte, das Gesetzmäßige der Bildung mit Steigerung der Konzentration abhandeln.

Zu bemerken wäre noch, daß es sich um direkt in die Lösung ausgesäete Sporen handelt und daher alle Angaben über Rhizoiden sich nur auf jene beziehen, die am Protonema selbst, nicht aber an den Moospflänzchen auftreten.

Tabelle I.

1) Konzentration d. Knopschen Lösung	2) Verhalten der Spore	3) Chloronema	4) Rhizoid
1‰	Keimung an mehreren Stellen	schlank, verzweigt, nicht sehr viel Chlorophyll	sehr häufig
5‰	Keimung an 2 Stellen	schlank, reichlich, kräftig verzweigt	selten
10‰	Keimung zeitlich verzögert	etwas gedrungen, stets verzweigt	keine
20‰	Zeitlich verzögert	gedrungen, sehr viel Chlorophyll, Verzweigung viel später als bei 10‰	keine
25‰	Vorm Auskeimen wächst die Spore zu einer grünen Kugelzelle heran	sehr gedrungene Fäden, wenig verzweigt. Viel Chlorophyll. Membran hie und da dick.	keine
30‰	Vorm Auskeimen, das hier erst nach 2 Monaten eintritt, wird die Spore zu einer großen dunkelgrünen Zelle mit sichtbarer Membran	Mehrzellige, auch verzweigte kurze Fäden. Einzelzellen sehr chlorophyllreich, fast kugelig und oft mit dicker Membran	keine
40‰	Bleibt in Form einer sehr chlorophyllreichen großen Kugelzelle ruhen, Membran deutlich gequollen	Nur ganz selten werden dunkelgrüne Stadien von 2—3 Zellen gebildet. Membran deutlich	keine

Zu 2.) Von 1‰—20‰ erfolgt die Keimung, indem die Exine an 1—3 Stellen aufspringt und sofort Vorwölbung des Vorkeims eintritt. Steigende Konzentration verlangsamt diesen Vorgang etwas. In 25‰—40‰ schwillt die Spore selbst langsam an, bildet reichlich Chlorophyll, läßt die Exine als kleines Häutchen hinter sich liegen. Das weitere Protonema-Wachstum läßt die Spore als gleichgestaltete Zelle im Faden erscheinen, während sie bei den niederen Konzentrationen unter den schlanken Zellen sofort auffällt. Das langsame Anschwellen der Spore gibt ihr Gelegenheit die nötige Menge osmotisch wirksamer Substanz zu erzeugen, die schließlich Weiterwachstum ermöglicht.

Zu 3.) Vergleicht man die Zellform der Protonemen der einzelnen Kulturen, so sieht man, wie sich das Verhältnis der Zellänge zur Zellbreite immer mehr 1 nähert. Die länglichen schmalen Zellen der niederen Konzentrationen unterscheiden sich deutlich von den kugelähnlichen der hohen Der Chlorophyllreichtum, die Kraft der Farbe, die Intensität der Jodkalium-Reaktion auf

Stärke nimmt parallel zur Konzentration der Kultur zu, da durch die starke Wachstumsverzögerung alle gebildete Substanz auf immer engerem Raume zusammengedrängt werden muß. Nicht zu übersehen ist auch das Deutlichwerden der leicht gequollenen Membran.

Zu 3.) Von 10‰ aufwärts treten keine Rhizoiden auf, im 1‰ sind sie reichlich, 5‰ bildet den Übergang.

Es wird nötig sein, etwas näher auf die Bezeichnung Rhizoid und Chloronema einzugehen. Nach Correns definiere ich als Chloronema den grünen, als Rhizoid den farblosen Teil des Pro-

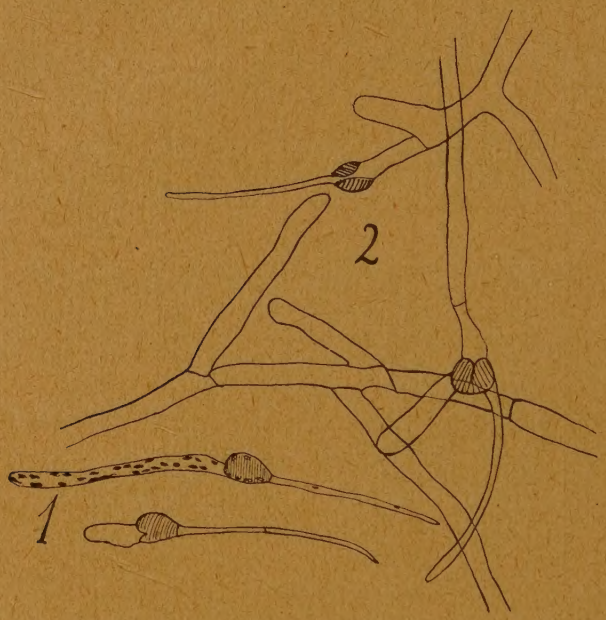


Fig. 1. *Funaria*, $\frac{\text{Knop}}{\text{Holzessig}} > 1{,}83\,‰$
nach 1) 1 und 2) 5 Wochen Kultur.

tonemas. (Seine Einteilung in oberirdisch und unterirdisch fällt bei meinen Wasserkulturen weg.) Die Frage nach der Tiefstellung der Wände wird später berührt werden.

Die Untersuchungen über die Ursachen des Auftretens resp. Überhandnehmens von Chloronema einerseits und Rhizoid andererseits haben durch Beobachtung bei natürlichen Außenbedingungen den Einfluß des Lichtes und die Kontaktwirkung des festen Substrates herangezogen. Man faßt danach das Licht nicht als entscheidenden Faktor auf, während die Frage der Kontaktwirkung noch nicht gelöst ist. Meine Versuchsanstellung eliminierte sowohl die Wirkung eines verschiedenen Lichteinflusses als auch die dif-

ferenzierende mechanische Kraft, was ermöglicht, den formangebenden Einfluß allein der Ernährung zu studieren.

Ehe ich dahinzielende Schlüsse aus Tabelle I mache, möchte ich die Ergebnisse einiger ausgesprochener Hungerkulturen von *Funaria* zusammenstellen.

Tabelle II.

Nährlösung	Chloronema	Rhizoid
$Ca(NO_3)_2$ 5 ‰	1—2 zellig	sehr lang und dünn
$Ca(NO_3)_2$ 10 ‰	1 zellig	„
KNO_3 5 ‰	2 zellig	dünn
KNO_3 10 ‰	2 zellig	„
K_2CO_3 0.5 ‰	vielzellig	sehr lang und fein
K_2CO_3 1 ‰	mehrzellig	sehr lang
Knop > 1.83 ‰ Holzessig	verzweigt und lang	sehr dünn und unverzweigt
		vergleiche Fig. 1—2

Höhere Konzentration der hier angegebenen Salze wirkten binnen kurzem tödlich, meist kam es garnicht zum Auskeimen. Trotzdem lehrt schon der Wert von 10‰, daß es nicht der osmotische Druck ist, der die Rhizoidbildung unterdrückt (vergl. die Seite 54 ausgerechneten Drucke der einzelnen Lösungen), sondern vielmehr das Fehlen der nötigen Nährstoffe. Auch Schöne fand, daß bei Mangel von Nitraten oder Phosphaten nur Rhizoiden gebildet werden. Seine sehr niederen Konzentrationen von 0,74‰—1,1‰ haben diese Wirkung natürlich noch unterstützt Anschließend möchte ich noch auf Benecke verweisen, der aus Brutknospen von *Lunularia* bei NO_3 Mangel kräftigstes Rhizoidenwachstum erhielt, bei 10‰ erhält sich dagegen nur der Thallus.

Die vorn beschriebenen Kulturen führen also zu dem Schluß, daß durch reichliche Ernährung das Chloronema gefördert wird, die Rhizoiden aber noch bei Nährstoffmangel auftreten. Bei immer intensiverer Ernährung ist das Chloronema imstande, sich hohen Drucken anzupassen, während Rhizoide niemals auftreten.

Ein weiteres Argument für diese Auffassung bieten jene Kulturen, bei denen durch Übertragen in höhere Konzentration einerseits das Chloronema die Rhizoiden überholte und verdrängte, andererseits durch Verminderung der Nährstoffe Rhizoidwachstum induziert werden konnte.

Fig. 3 möge als Beispiel dienen.

Diese Kultur in K_2CO_3-Holzessig 1.25‰ (die speziellen Absichten dieser Kombination werden später erörtert) wies nach 5 Tagen regelmäßige Keimung zu dünnem Protonema auf, das sich in ein fast chlorophylloses Rhizoid und schwach gefärbtes 1—3-zelliges ganz kurzes Chloronema differenzierte. (Fig. 3, 1.) Die

Rhizoiden zeigten auffallend starkes Längenwachstum und erfüllten nach einigen Wochen die ganze Schale (Fig. 3, 2).

Nach 2 wöchentlicher Kultur übertrug ich einen Teil davon in Knop 5‰. Schon nach wenigen Tagen zeigten sich große Veränderungen (Fig. 3, 3): Chloronema verdrängt die Rhizoiden und zwar auf dreierlei Weise. 1. Die an einer, höchstens zwei Stellen gekeimten Sporen entsenden an 3. und 4. Stelle neues Chloronema. 2. Die Rhizoiden treiben grüne Seitenzweige. 3. Die farblosen dünnen Fäden beginnen zu ergrünen und werden, oft sogar innerhalb zweier Querwände, wie die Abbildung zeigt, dicker. Es entsteht schließlich ein dickeres und chlorophyllreicheres Protonema, als es die direkte Aussaat in dieselbe Lösung erzeugte.

Fig. 2. *Funaria.*
1) K_2CO_3 0.5 ‰. 2) K_2CO_3 1 ‰. 3) KNO_3 5 ‰. 4) KNO_3 10 ‰.

Es tritt damit das Relative in der Reaktion der Protonemen zum ersten Mal hervor, der Ausdruck der Stimmung des Organismus, wenn anders wir mit diesem Worte die durch äußere Einflüsse bedingte innere chemische Konstellation bezeichnen wollen. Wie obiges Beispiel lehrt, kann also die Wachstumsintensität sowohl als die Form in ein und demselben Medium ganz verschieden sein, je nachdem, wie die vorher genossenen Lebensbedingungen beschaffen waren.

Aus den vielen Experimenten, die zur Bestätigung dieses Satzes ausgeführt wurden, möchte ich nur eines herausgreifen: Kurze gedrungene Fäden aus Knop 25‰ wurden nach 10 Wochen Kultur in Knop 10‰ übertragen. Sofort trat sehr eiliges Wachstum ein. Doch gleicht das neugebildete Protonema in Farbe, Form und sogar dem ganz seltenen Auftreten von Rhizoiden demjenigen viel weniger konzentrierter Nährlösungen.

Schließlich möchte ich noch einen Versuch erwähnen, der das Übergewicht des Einflusses der Ernährung über den des Lichtes dartut: Sporen in Knop 30‰ ausgesäet, in warmer Temperatur gehalten und durch schwarzen Karton völlig verdunkelt, begannen nach 3 Monaten 2—3zellige Vorkeime zu bilden. Diese Kümmer-Formen waren ihrer kugligen Gestalt und dem, wenn auch ärmlichen Chlorophyllgehalt nach durchaus als Chloronema anzusprechen. Zu Knop 5‰ und Licht übertragen, trat sehr eifriges Wachstum ein, das neben grünem Chloronema reichlichst Rhizoiden zu Tage förderte. So kam das Bild zustande:

Dunkel — Chloronema,
Licht — Rhizoid,

eine Umschaltung, die direkt durch den Konzentrationswechsel be-

Fig. 3. *Funaria.*

1) $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} >$ 1.25 ‰ 5 Tage. 2) dasselbe 4 Wochen.
3) Knop 5 ‰ (nach 2 Wochen in $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} >$ 25 übertragen).
Gesamtkulturzeit 4 Wochen.

dingt ist und als weiterer Beweis für die Unabhängigkeit der Protonemadifferenzierung vom Lichte dienen mag.

Die Eingangs zitierte Chloronemadefinition Correns' enthält noch eine Einschiebung, nämlich „quergestellte Seitenwände" im Gegensatz zu den schiefen des typischen Rhizoides. Auf dieses Kriterium kann ich mich nach meinen Befunden nicht stützen. Die Frage nach Grund und Entstehung dieser schiefgestellten Wände ist das Thema vieler Erörterungen geworden, ich erwähne nur Müller-Thurgaus Segmentierungstheorie, ihre Widerlegung

durch Goebels, Haberlandts und Giesenhagens Auffassungen. Schöne faßt seine Ansicht dahin susammen: Für Moose mit Zentralstrang bilden die Rhizoiden ein Organ der Nahrungszufuhr, welche Funktion zu den zentralstranglosen und Wassermoosen hin stetig sinkt und der mechanischen Platz macht. Die Schiefstellung der Wände soll mechanisch vorteilhaft gegen Zug sein, eine große Deformation des Plasmas verhindern und schließlich den Verdickungsleiten eine größere Ansatzfläche bieten.

Die in meinen Kulturen auftretenden Rhizoiden bestanden in vielen Fällen nur aus einer einzigen länglichen schmalen Zelle. Die mehrzelligen Rhizoiden zeigten in manchen Fällen (vorwiegend jüngeren Kulturen) senkrechte Querwände, ohne daß jedoch schiefe fehlten — andre hatten vorwiegend schiefe, ohne daß senkrechte ganz vermißt wurden. Auch fehlte es nicht an Exemplaren, wo ein und dasselbe Rhizoid über ganz verschieden orientierte Wandstellungen verfügte, die miteinander abwechselten. Irgend welche Gesetzmäßigkeiten in dieser Mannigfaltigkeit festzustellen, ist mir nicht gelungen — umsomehr, als auch mitten im Chloronema sich hie und da schiefgestellte Querwände beobachten ließen.

Ich möchte hierbei noch einmal betonen, daß es sich nicht um pflänzchentragende Rhizoiden handelt, sondern nur um die in Protonemakulturen beobachteten.

III. Verschiedene Widerstandsfähigkeit einiger Species gegen hoch konzentrierte Nährlösungen.

Die bisher beschriebenen Versuche beziehen sich alle auf *Funaria*. Das Vorkommen dieses Mooses auf Abfallhaufen und Schuttplätzen hat ihm den Namen eines Ruderal- oder Nitrat-Mooses eingetragen. Auffallend ist seine Vorliebe für alte Feuerstätten (wem sind nicht schon diese förmlichen Reinkulturen auf Feuerplätzen im Walde aufgefallen!). Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es gegen hohe Konzentrationen, vielleicht gegen einzelne Salze, besonders widerstandsfähig sei.

Es soll der Versuch gemacht werden, diese Sonderstellung der *Funaria* ernährungsphysiologisch nachzuprüfen. Im Folgenden wird sich zeigen, inwieweit sich auf dieser Basis eine Trennung von anderen Laubmoosen durchführen läßt. Die zu Parallelkulturen benützten Moose haben ihren Standort auf Waldboden, Wurzeln und Baumrinden (besonders *Tetraphis*), alles salzärmere Substrate, als die von *Funaria* bevorzugten. Aus diesem Grunde läßt sich eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen hochkonzentrierte Nährsalzlösungen erwarten.

Die Versuchsanstellung ist die eingangs für *Funaria* beschriebene.

1. *Polytrichum juniperum*.

Knop 1‰. Bildung von massenhaft schlanken Protonema, teilweise in Chloronema + Rhizoid differenziert.

Knop 5‰. Kein Rhizoid mehr. Zellen kürzer, etwas mehr Chlorophyll enthaltend.

Knop 10‰. Keimung stark verzögert, Zellen stark gedrungen, kurze Verzweigungen.

Knop 20‰. Schwächliche, wenigzellige Fäden.

Knop 30‰. Nur ganz geringer Prozentsatz zu 1—2 Zellen ausgekeimt, kränkliche Farbe.

2. *Ceratodon purpureum.*

Knop 1‰. Sehr lange, schlanke, verzweigte Fäden, viel Chlorophyll, Rhizoiden kaum.

Knop 10‰. Nicht immer verzweigte, schön grüne Fäden, deren Einzelzellen gedrungen sind.

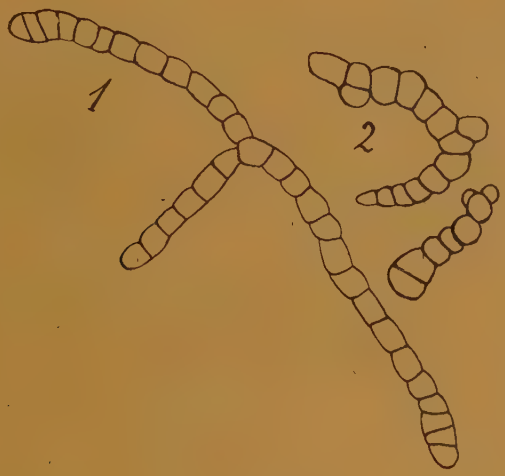


Fig. 4. *Ceratodon.*
1) Knop 20‰. 2) Knop 30‰.

Knop 20‰. Kräftige, sehr selten verzweigte, stark grüne Fäden, Zellen rund.

Knop 30‰. Einzelzellen sind Kugeln mit merkbarer Membran, sehr chlorophyllreich. Ganz kurze, unverzweigte Fäden.

Knop 40‰. Keine Keimung.

3. *Tetraphis pellucida.*

Schon 20‰ wirkt tödlich. (Vielleicht war mein nicht mehr frisches Material, nicht ganz zuverlässig.)

4. *Bartramia pomiformis.*

Knop 20‰ wirkt tödlich.

5. *Bracythecium rutabulum.*

Knop 12‰. Massenhaft ziemlich schlankes, verzweigtes Chloronema.

Knop 25‰. Chloronema erst nach 2 Monaten verzweigt. Sehr viel Chlorophyll. Zellen gedrungen. Membran sichtbar.

Knop 30‰. Verzweigte Fäden aus stark grünen, sehr gedrungenen Zellen. Deutliche Schichtung der Membran.

Knop 40‰. Nur wenige Zellen gebildet. Membran deutlich.

Von diesen 5 als Vergleichsobjekten ausgewählten Moosen zeigen die 4 ersten geringere Widerstandskraft als *Funaria*. Sie übertrifft sie um 20—10‰. Auch langsame Steigerungen, durch stufenweises Übertragen in höhere Konzentration bewirkt, veränderten die Verhältnisse bei *Polytrichum* nicht, während *Funaria* sehr gut darauf reagierte (siehe nächstes Kapitel). Schon bei 10‰

Fig. 5. *Brachythecium*.
1) Knop 12 ‰. 2) Knop 25 ‰, 2 Monate und 4 Monate.
3) Knop 30 ‰ 2 Monate und 4 Monate.

zeigt *Polytrichum* ungesundes Aussehen; die Wachstumshemmung geht hier nämlich nicht mit einer kräftigen Zunahme von Chlorophyll Hand in Hand, sondern die Farbe beginnt ins Gelbe zu spielen.

Besonders instruktiv für die Erkenntnis der verschiedenen osmotischen Fähigkeiten von *Funaria* und *Polytrichum* war folgende Versuchsanordnung. Sporen wurden in einer Lösung von 1 Grammolekül Salpeter ausgesäet (das entspricht einer Konzentration von 100‰ und einem Druck von 37 Atmosphären). Der mikroskopische Befund der Sporen zeigte erst keine auffallende Veränderungen, auch machte das dicke *Funariaexospor* das Bild besonders undeutlich. Trotzdem ließ sich später des Öfteren eine

Loslösung des plasmatischen Belags von der Wand konstatieren, manchmal sogar eine deutliche Einstülpung als Zeichen eingetretener Plasmolyse. Die dünnhäutigeren Polytrichumsporen wiesen diese Erscheinung viel seltener auf. Es ist wahrscheinlich, daß erstere kaum Salze eindringen ließen, während letztere den Druck von außen durch reichliche Salpeteraufnahme ausglichen, ein Vorgang, der sich als sehr schädlich erwies.

Nach 2 Tagen wurden die Sporen in Knop'sche Lösungen von 5‰ und 10‰ übertragen.

Tabelle III.

Tag	*Polytrichum*		*Funaria*	
	5 ‰	10 ‰	5 ‰	10 ‰
12.	Einige Sporen etwas grün, keine Keimung	Einige wenige ergrünt und etwas gequollen	Keinerlei Keimung	Keine Keimung
18.	Alle ergrünten Sporen werden gelb	Gelblich werden	Normale Keimung zu Chloronema u. Rhizoid	Einige normal ausgekeimt, der Rest farblose Sporen
26.	Alle Sporen gänzlich farblos. Geplatztes Exispor	Alles farblos, Inhalt geschrumpft	Massenhaft gesundes Protonema	Verzweigtes Protonema, jedoch beträchtlicher Teil abgestorben

Diese Gegenüberstellung beweist die Fähigkeit der *Funaria*-Sporen, große Drucke ohne inneren Schaden zu überdauern.

Dem im Experiment geschaffenen Wechsel der Substratkonzentration sind — wenn auch in weniger krasser Weise — alle Bewohner salzreicher Böden ausgesetzt. Nicht daran angepaßte Samen und Sporen — im oben Besprochenen *Polytrichum* — scheiden vom Wettbewerb aus. Es handelt sich freilich nicht nur um physikalische, sondern auch um chemische Faktoren, denn in gleicher Weise mit K_2CO_3 25‰ in 50‰ vorbehandelte *Funaria*-Sporen büßen jegliche Keimfähigkeit ein. Es ist hier nicht der osmotische Druck, sondern die Alkalizität, die tödlich wirkte; der Druck ist viel geringer, als bei den Salpeterversuchen.

Ceratodon steht *Funaria* näher, was seinem Vorkommen nach zu erwarten war. Auch die Art der Formveränderung erinnert an *Funaria*. *Ceratodon* hat schon normal ziemlich gedrungene chlorophyllreiche Zellen, die auch am häufigsten von allen beobachteten zur Bildung von Längswänden schreiten. Man kann es daher zu jenen Formen rechnen, die den Übergang zur thallösen Gestaltung einiger Laubmoosvorkeime bilden.

Von *Tetraphis* machte ich außer den Sporen Aussaaten von Brutkörperchen, die an der Spitze des beblätterten Sprosses an kurzen Stielen in Brutbechern abgeschnürt werden. Es ist auffallend, wieviel häufiger dieser Verbreitungsmodus sich findet, als die Bildung der Sporogone. Bei den Kulturen zeigte sich, daß die Brutknospen bis zu 30‰ Protonema austrieben, wenn es auch in dieser letzten Konzentration nur geringe Größe erreichte. Die Abbildung zeigt deutlich die verschiedene Gestalt der Fäden. Diese größere Widerstandsfähigkeit der Brutkörper läßt das Vorherrschen der vegetativen Vermehrung gegenüber der we-

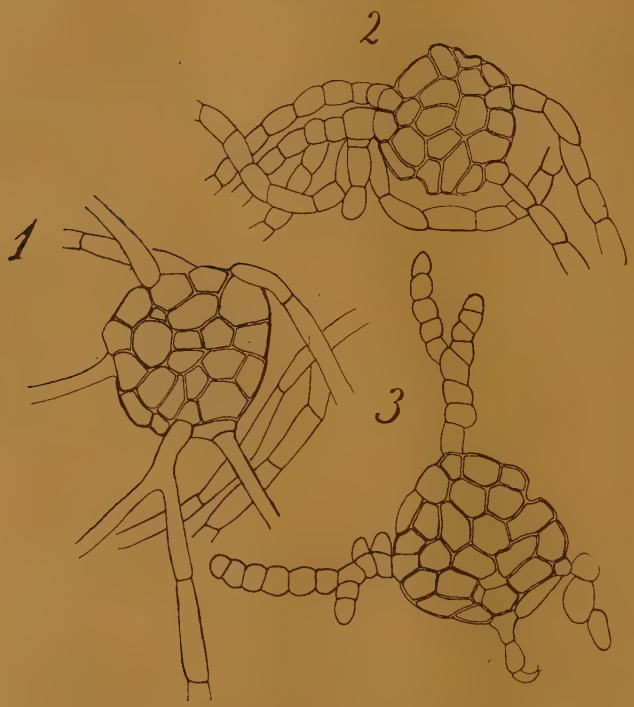


Fig. 6. Brutknospen von *Tetraphis*.
1) Knop 10 ‰. 2) Knop 20 ‰. 3) Knop 30 ‰.

niger befähigten sexuell erzeugten Sporen zweckmäßig erscheinen. Die reservestoffreichen Zellkörper sind den Sporen osmotisch überlegen. Das verschiedene physiologische Verhalten des aus Sporen und des aus Brutkörpern entstandenen Protonemas wäre (wenn auch in andrer Hinsicht) eine Paralelle zur inneren Differenzierung zwischen dem blattbürtigen und dem sporenbürtigen Vorkeim, wie Klebs und Göbel es in Bezug auf die Schnelligkeit des Auftretens von Moospflanzen geschildert haben.

Brachytecium überraschte durch seine Widerstandsfähigkeit, die *Funaria* sogar übertraf. (Genaueres darüber im nächsten Ab-

schnitt.) Sein gewöhnlicher Standort auf dem Waldboden hätte eine derartige Polyphagie nicht vermuten lassen. Der weiteren Verbreitung dieses Mooses müssen andre Faktoren entgegenstehen. Vielleicht ist es die Eigenschaft seiner Sporen, auch innerhalb der Kapsel sehr rasch auszutrocknen und die Keimfähigkeit zu verlieren. Es fiel mir auf, daß nur ganz frische Sporogone keimfähiges Material liefern, während *Funaria* auch in dieser Hinsicht sehr unempfindlich ist.

IV. Einflus der Konzentration auf das Auftreten von Brutorganen.

Die Vermehrung der Laubmoose ist eine sehr mannigfaltige. Neben den Sporen spielen die vielen vegetativen Fortpflanzungsformen fast ausschließlich des *Gametophyten* eine große Rolle. Sie finden sich sowohl am Protonema als am beblätterten Stämmchen in den verschiedensten Abstufungen vom einfach in Einzelzellen zerfallenden Protonemafaden bis zu den hochentwickelten Brutkörpern der Sproßscheitel. Nicht alle Moose neigen gleich stark zu dieser Propagation, so ist z. B. die Vermehrung durch abbrechende Teilstücke des Stämmchens selbst und deren Regeneration auf wenige Arten, z. B. *Phascum* beschränkt.

Eine genaue und umfassende Darstellung dieser Dinge findet sich im Correns'schen früher zitiertem Buche. Hier soll die Bildung von Brutorganen, wie ich sie ganz allgemein nennen will, nur insoweit berücksichtigt werden, als sie mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit in Gestalt und Auftreten am Protonema mit dem Wechsel der Ernährungs- und osmotischen Bedingungen zusammenhängt. Das Verhalten der Moospflänzchen wird später für sich abgehandelt werden. Wie schon lange festgestellt, sind die Protonemen der einzelnen Gattungen und Spezies sehr verschieden plastisch. Auch bei meinen Versuchen blieb *Polytrichum* unbeeinflußbar, während *Funaria* und *Brachytecium* lebhaft reagierten.

Ich will zuerst die 2 Arten der auftretenden Brutorgane, dann die äußeren Umstände, unter denen sie auftreten, schildern.

Typen der Protonema-Vermehrung.

1. Zerfallen des Chloronemas mit Hilfe von Trennzellen.

Unter Trennzellen versteht man kern- und plasmaführende, fast ganz chlorophyllose Zellen, die in Protonemafäden eingeschaltet, durch ihr Loslösen oder Zerfallen die grünen Zellen von einander trennen und so Aufteilen des Fadens bewirken.

Über ihre Entstehung und ihre Auflösung habe ich folgende Anschauung gewonnen: das Chlorophyll der Mutterzelle zieht sich etwas von der Querwand zurück, dann erfolgt die Bildung einer neuen. Die Membran der Außenwand unterscheidet sich nicht von der gewöhnlichen; der neuen, sehr schmal angelegten Zelle eignet

ein im Plasma eingebetteter Kern, der bei dem Fehlen von Chromatophoren sehr leicht sichtbar ist. Ob es sich um mitotische Kernteilung handelt, weiß ich nicht, doch ist eher anzunehmen, daß dieser schnell vergänglichen Zelle ein Teil des alten Kerns amitotisch zugewiesen wird. Es setzt nun ein ziemlich bedeutendes Wachstum der Trennzelle ein, das sich bei Deckglaskulturen deutlich verfolgen läßt. Es ist mir nicht gelungen, die Längswände der Tmeme schon in jugendlichem Stadium zweischichtig zu sehen, doch muß man annehmen, daß sehr früh schon eine Differenzierung in eine ganz feine äußere unelastische und eine innere, quellbare Membran vorliegt. Nach kurzer Zeit reißt nämlich die äußere Schicht durch (eine vorgebildete Rißlinie läßt sich nicht erkennen), weil sie dem Wachstum nicht mehr zu folgen vermag; an der Nachbarzelle sind die hängen gebliebenen Membranstücke deutlich sichtbar. Die innere

Fig. 7. *Funaria*, Trennzellen. Jüngstes Stadium.

Schicht dagegen beginnt zu verquellen. Am deutlichsten treten Breite und Schichtung hervor, wenn man mit Chlorzinkjod färbt.

In diesen älteren, etwas deformierten Trennzellen sieht der plasmatische Inhalt meist in Farbe und Struktur lebensunfähig aus. In manchen Kulturen konnte ich beobachten, wie die Seitenwände der Trennzelle immer unbestimmter wurden und schließlich ganz verschwinden. Die grünen ursprünglichen Nachbarzellen sind völlig getrennt und tragen nur die Membranrestchen der Tmeme. Häufiger aber bleibt die Trennzelle im Zusammenhang mit einer der beiden Nachbarn. (Einen Unterschied zwischen Brut- und Trägerzelle möchte ich nicht machen.) Sie bleibt als lebloser Anhang erhalten, der nicht mehr von Neuem auswachsen kann.

Nach Correns' Nomenklatur liegt ein rhexolyter Modus vor und zwar mittels *Brachytmemen*, wie er die interkalar gebildeten Trennzellen nennt.

2. Aufteilung des Chloronemas durch Schizolyse. Typische Brutzellen.

Die oben geschilderten Tmemen zerlegen normal gestaltetes Protonema und die freigewordenen Fadenstücke — fast nie Einzelzellen — unterscheiden sich nicht von den ursprünglichen. Diesem Typ stelle ich den der eigentlichen Brutzellen gegenüber, die in Form, Farbe und Art der Lostrennung von dem erst geschilderten abweichen. Die Brutzellen sind groß, rundlich bis kugelig gebaut, treten einzeln sowohl als zu mehreren auf und verfügen über massenhaft tiefdunkles Chlorophyll, viel Stärke und eine kräftige, meist deutlich geschichtete Membran. Die Ablösung erfolgt schizolyt, d. i. ohne Mithilfe einer eigenen Zelle spaltet sich die Membran der zwei betreffenden Nachbarzellen.

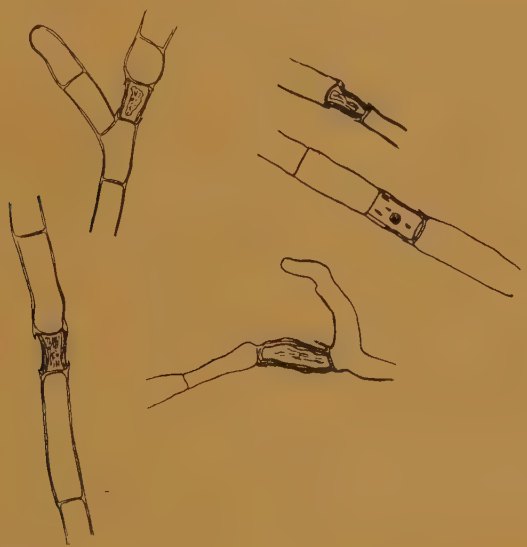


Fig. 8. *Funaria*, Trennzellen. Verquellen der Membran.

Der Unterschied in Form und Inhalt, der zwischen normalen Chloronemazellen und den eben geschilderten besteht, befähigt die Brutzellen, ungünstige Lebensbedingungen zu überdauern. Verfüfügen sie ja über Reservestoffe im Innern und eine kräftige äußere Hülle.

B. Äußere Bedingungen, unter denen sie auftreten.

Der besseren Übersicht halber stelle ich die Resultate der zur Lösung dieser Frage angesetzten Versuche in gedrängter Form ihrer Beschreibung voran.

1. Trennzellen werden gebildet, wenn durch eine Periode raschen, kräftigen Wachstums die Nährstoffe verbraucht sind und Erschöpfung der Energie eintritt.

2. Das Auftreten typischer Brutzellen ist an hohe Konzentrationen geknüpft.

Zu 1. Ich konnte Trennzellen bei folgenden *Funaria*-Kulturen beobachten: Massenhaft in Knop $1^0/_{00}$ nach 26 Wochen der Höhepunkt; Knop $5^0/_{00}$ nach 17 Wochen die ersten, später viel mehr; Knop $8^0/_{00}$ selbst nach 28 Wochen nicht sehr viele; $\frac{\text{Knop}}{KNO_3} > 10^0/_{00}$ nach 26 Wochen, mehr als in der vorhergehenden; Knop $20^0/_{00}$ nach 33 Woehen einige wenige. Höhere Konzentrationen brachten nie Trennzellen. Andererseits ließ sich bei den in Tabelle IV gebuchten Übertragungen in niedere Konzentrationen niemals eine Trennzelle finden.

Vergleicht man diesen Befund mit den Hungerkulturen von Tabelle II, die über Rhizoidbildung aufklärt, so läßt sich eine in-

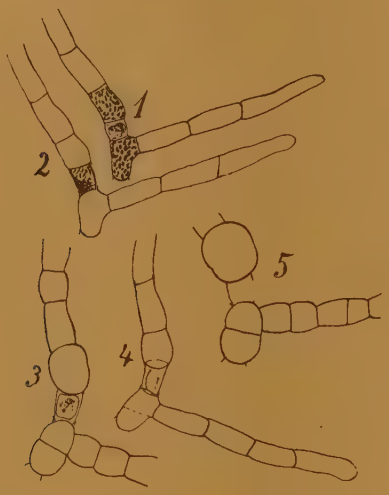


Fig. 9. *Funaria*, Deckglaskultur, durch 9 12 Tage beobachtet.

teressante Scheidung zwischen den Trennzellen oder Rhizoid fördernden Umständen machen (so sehr diese auf den ersten Blick zu fehlen scheint!). Wir sehen, daß dem Aufteilen des gesamten Protonemas durch Trennzellen stets eine Zeit des kräftigsten Wachstums vorausgeht — immer finden sie sich an reich verzweigten Chloronemafäden. Die Differenzierung in Chloronema und Rhizoid dagegen hat sich als abhängig von niederen Drucken und weiterhin direktem Nährstoffmangel erwiesen, ohne daß eine durch starkes vorhergegangenes Wachstum geschaffene innere Disposition der Zellen nötig wäre. Das Auftreten der Trennzellen in Knop $20^0/_{00}$ zeigt ihre den Rhizoiden überlegenen osmotischen Anpassungsfähigkeiten.

Zu 2. Bildung und Auskeimen der Brutzellen läßt sich am

besten an den Übertragungskulturen studieren. Ich lasse eine Zusammenstellung folgen. Die Konzentrationsveränderungen gehen in zwei Richtungen: Steigerung und Abnahme. Die Protonemen wurden ihnen sowohl sprungweise als in langsamer Gewöhnung ausgesetzt. Wie vorauszusehen, ließ sich auf letzterem Wege Anpassung an höhere Drucke erreichen.

Tabelle IV führt in der ersten Reihe die erstangewandte Konzentration Knop'scher Nährlösung, in der zweiten den Zeitpunkt, nachdem die Sporen respektive Protonemen in die in Reihe IV bezeichnete Konzentration übertragen wurden Reihe III und V geben eine kurze Beschreibung der auftretenden Form. Reihe VI zeigt die Differenz der angewandten Salzprozente — handelt es sich um Verminderung des Gehaltes, führt die Zahl ein Minuszeichen.

Tabelle IV.

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr. Differenz
1	9	Verzweigtes, sehr schlankes Chloronema und Rhizoid. Oft Trennzellen.	20	Rhizoiden verschwinden, die stark wachsenden Endzellen stechen durch ihre gedrungene Form von den alten Zellen deutlich ab.	19
1	9	„	10	Rhizoiden verschwinden, keine neuen Trennzellen beobachtet. Protonema dicker und zellreicher.	9
2	5	Schlankes, verzweigtes Chloronema, öfters Rhizoiden. Schönes helles Chlorophyll.	5	Rhizoiden bleiben. Zellform unverändert. Zunahme von Chlorophyll.	3
2	5	„	10	Rhizoiden im Abnehmen. Die neuen Endzellen viel chlorophyllreicher.	8
2	5	„	20	Rhizoiden sämtlich ergrünt und zu gedrungenen Chloronema auswachsend. Alle neugebildeten Fäden deutlich dunkler grün und stark gedrungen.	18
2	5	„	30	Die meisten Fäden plasmolysiert. Einzelstücke in kugliger Zellform erhalten.	28
2	5	„	40	Alles plasmolysiert. Stirbt ab.	38
5	9	Langfädiges, sehr schlankes Chloronema und Rhizoid. Helles Chlorophyll. *)	20	Keine Rhizoiden. Reich verzweigtes, leicht gedrungenes Protonema.	15
5	10	„	30	Größter Teil stirbt ab.	25

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr.-Differenz
5	4	Sehr viele Rhizoiden, daneben kräftiges Protonema. **)	30	Alle Zellen kräftig ergrünt. Die neuangelegten bilden dicke Zellreihen; oft innerhalb zweier Querwände direkter Übergang zu gedrungener Gestalt.	25
5	4	„ **)	40	Schon nach 3 Tagen sind alle Zellen plasmolytisch getötet.	35
10	12	Sehr schlanke, chlorophyllarme Fäden. ***)	5	Keine auffallenden Veränderungen.	— 5
10	9	„	20	An einzelnen Stellen Abrundung der Zellen.	10
10	9	„	30	Kümmerliche, meist absterbende Fäden.	20
20	2	3—4 zellige Chloronemenafäden aus kurzen Zellen bestehend.	25	Kräftige Weiterentwicklung. Innerhalb des verzweigten Chloronemas fallen dunklere Brutzellen durch ihre stark gedrungene Form auf. Öfters sowohl im Verbande als losgelöst ausgekeimt.	5
20	2	„	30	Verzweigte, wenn auch kürzere Fäden als in der vorhergehenden Übertragung. Sehr häufiges Auftreten kugliger Brutzellen. Auskeimen nicht beobachtet.	10
20	9	Chlorophyllarmes Protonema. Keine Rhizoiden. ****)	30	Größtenteils plasmolysiert.	10
20	9	„	40	Alles abgestorben.	20
30	8	Häufig einseitige Verzweiguug des kräftigen Chloronemas. †)	40	Kurze Fäden, sehr chlorophyllreich. Hie und da Bildung von Längswänden. Häufiges Zerfallen in dickwandige Brutzellen.	10
30	2	Kurze Fäden aus stark gedrungenen Zellen.	40	Oft isodiametrische Zellen mit deutlich geschichteter, quellbarer Membran. Hie und da Längswände, also ganz primitive Brutscheiben. ††)	10
30	10	Einzelzellen voll Chlorophyll mit sichtbarer Membran. Noch nicht ausgekeimt.	10	Hie und da Auskeimen zu schlanken, hellen Fäden.	—20

1. Konz. ‰	Dauer in Wochen	Form	2. Konz. ‰	Form	Konzentr.-Differenz
30	10	Einzelzellen voll Chlorophyll mit sichtbarer Membran. Noch nicht ausgekeimt.	5	Ziemlich regelmäßiges Auskeimen zu sehr schlankem, verzweigtem, chlorophyllarmem, in Rhizoid + Chloronema differenziertem Protonema.	—25
35	25	Kurze unverzweigte Fäden. Zellen dickwandig, dunkelgrün kugelig = Brutzellen.	10	Sofortiges Auskeimen der Brutzellen zu sehr schlankem, verzweigtem, hellem Chloronema. Ähnelt dem direkt in 1 ‰ ausgesäten.	—25
35	25	„	20	Kräftiges Protonema, das die Brutzellen zum Teil noch unausgekeimt enthält.	—15
35	25	„	5	Brutzellen werden dünnwandig, weiter und dadurch heller. Ihnen entwachsen schlanke Chlorienema- und Rhizoidfäden.	—30
20	8	Schönes, dunkles, gedrungenes Chloronema.	40	Großer Teil plasmolysiert. Der Rest besteht aus einzelnen dickwandigen Kugelzellen.	20
20	9	„	30	Wachstum verlangsamt. Zellen kürzer, oft typische Kugelzellbildung.	10
30	2	Unverzweigte, kurze Fäden kurzer Zellen.	35	Keine Verzweigung, doch kräftige Chloronemastücke. Lauter Kugelzellen, oft voneinander gelöst.	15

*) Kommt aus 30 ‰, daher viel schlanker als direkte Aussaaten.

**) Aus $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} > 1.25$ ‰. Die überlangen Hungerrhizoiden noch vorhanden.

***) Aus Knop 35 ‰, Zellen viel länglicher als bei direkter Saat in 10 ‰.

****) Aus Knop 1 ‰ stammend, hat die Übertragung in 20 ‰ schlecht vertragen.

†) Kommt aus 35 ‰ Knop und ist in 30 ‰ aus den erstgebildeten Brutzellen ausgekeime.

††) Vergleiche die Abbildung. Auffallend sind die zarten Längswände. Die Kultur stellt den einzigen Fall dar, in dem es mir gelang, die Bildung von kleinen Zellscheiben aus dem Protonemafaden zu induzieren.

Es ergibt sich somit (als Auszug der Tabelle) folgendes Verhalten der *Funaria:*

1. Konzentrationen, die bei direkter Sporenaussaat das Wachstum des Protonemas ganz verhindern oder stark schädigen, büßen diesen Einfluß ein, wenn sie erst durch Steigerung des anfänglich geringeren Gehalts erreicht werden.

2. Die Steigerung bei Übertragungen hat den direkten Aussaaten analogen Einfluß: läßt Rhizoiden verschwinden, sistiert die Bildung von Trennzellen, bringt langsameres Wachstum und damit gedrungene Zellform und Chlorophyllreichtum mit sich, läßt die Membranen sichtbarer werden und bedingt schließlich die schizolyte Abtrennung von Brutzellen

3. Abnahme der Konzentration wirkt im entgegengesetztem Sinne. Nur für das Auftreten von Trennzellen gilt die vorhin gemachte Ausnahme. Statt der Bildung von Brutzellen keimen die übertragenen aus.

Die schon erwähnte Relativität der osmotischen Wirkungen findet ihre beste Illustration, wenn man 2 Protonemen gleicher Lösung vergleicht, die verschiedene Vorgeschichte haben, z. B.

Fig. 10. *Funaria.*
Knop 40 ‰ (aus 30 ‰ übertragen) 4 Monate Kultur.

Fig. 11. *Funaria.*
Knop 40 ‰, 3 Monate Kultur (aus 30 ‰ übertragen).

Knop 10‰ aus 35‰ übertragen, sieht mit den langen, dünnen, chlorophyllarmen Fäden den Produkten der schnellwachsenden 1‰—5‰ Kulturen ähnlich. Aus 2‰ übertragen, tritt deutlich Wachstumshemmung auf und die langsam neugebildeten Zellen sind auffallend gedrungen und chlorophyllreich.

Dies zeigt, daß ein gewisser Ausgleich zwischen Zell-Turgor und dem Druck des Mediums eintritt, ein Gleichgewicht, daß durch plötzliche Konzentrationsänderung gestört wird. Das Protonema mit hohem osmotischem Druck reißt aus den 10‰ soviel Wasser heraus, wie ein normales es nur einer ganz nieder konzentrierten Lösung entnehmen könnte. Umgekehrt muß die osmotisch schwache Zelle im höher konzentrierten Substrat erst nach und nach Stoffe bilden oder aufnehmen, die ein Wachstum unter dem hohen Außendruck ermöglicht.

4. Das Auftreten typischer Brutzellen ist an hohe Konzentrationen geknüpft.

5. Die Fähigkeit des Protonemas, große, plötzlich auftretende Konzentrationsdifferenzen zu ertragen, ist auffallend.

Ganz unbeschränkt scheint sie bei Abnahme des Druckes zu sein. Als extremstes Beispiel: 40‰ Knop direkt in Wasser übertragen. Die Brutzellen platzten nicht, wie ich erwartet hatte, sondern begannen in beträchtlichem Prozentsatz auszukeimen. Eine engere Grenze ist der Salz-Steigerung gezogen. Die größte ohne Schädigung ertragene Schwankung betrug 25‰, was einen Druckzuwachs von ungefähr 7.7 Atmosphären entspricht. Eine Leistung des Protonemas, die unter Umständen eine wirksame Waffe im Kampf ums Dasein bedeuten kann.

Übertragungen von *Polytrichum* und *Ceratodon* wurden nur in kleinem Maßstabe angesetzt. Es genügt, zu bemerken, daß *Ceratodon* zwischen die beiden andern zu stehen kommt. *Polytrichum* ist gegen jegliche Änderung sehr empfindlich und reagierte schon auf Übertragung von 5‰—20‰ mit baldigem Absterben.

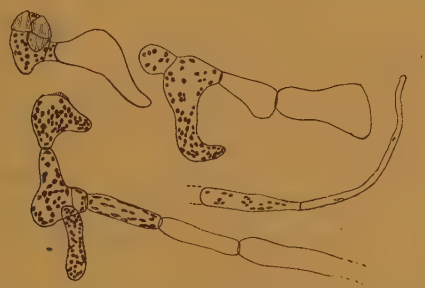


Fig. 12. *Funaria*, Knop 5 ‰ (10 Tage), übertragen aus 35 ‰.

Zum Schluß dieses Kapitels will ich die Brutorgane von *Brachythecium rutabulum* genauer schildern.

Während sich in den ersten Wochen der Kultur der Einfluß des Mediums nur in der geometrischen Form der Einzelzellen und ihrem Chlorophyllgehalt ausdrückt (Fig. 5), spielt von 2—3 Monaten aufwärts die Membran eine wichtige Rolle.

Schon bei 25‰ Knop ist sie viel dicker als bei *Funaria*, und von 30‰ an tritt Kappenbildung an den Endzellen der Fäden auf (Fig. 5). In 40‰ nimmt diese Bildung noch an Mächtigkeit und Häufigkeit des Auftretens zu, ist nicht mehr auf die jeweilige Scheitelzelle beschränkt, sondern erstreckt sich auch auf andre, die dann nicht selten ihrer Form nach Initialen von Seitentrieben sind (Fig. 13, 14). Die deutlich geschichtete Membran besteht nur aus Zellulose, der Zellinhalt ist höchst stärke- und chlorophyllreich.

Was nun das Auskeimen dieser Brutzellen anlangt, so ist zu bemerken, daß es meist aus dem zusammenhängenden Faden erfolgt; erst nach teilweiser Verwendung der Reservestoffe durch das junge Protonema tritt das Zerfallen des alten Fadens durch

Schizolyse ein. (Manchmal auch durch Absterben einiger unverdickter Zellen.) Seltener finden sich die Brutzellen einzeln in Kugelgestalt.

Durch Übertragen in niedere Konzentrationen erfolgt das Auskeimen mit auffallender Geschwindigkeit. Die dicken Membranen werden ausgedehnt und dadurch schmal gezogen, weil die Zell-Lumina infolge der starken Wasseraufnahme bedeutend anschwellen. Ob eine gleichzeitige Resorption der Zellulose auf enzymatischem Wege statthat, muß ich dahingestellt lassen. Die neuauskeimende Zelle wird in ihrem Basalteil von der alten Membran begleitet, die im weiteren Verlaufe gesprengt wird. Fig. 15 zeigt besonders deutlich die abgerissenen Enden. In seltenen Fällen ließ sich ein völliges Abschälen und Abfallen der dicken Brutzellenhaut beobachten, Regel ist der erstbeschriebene Modus.

Fig. 13. *Brachythecium*, Knop 40 ‰ (aus 25 ‰ und 30 ‰ übertragen).

Fig. 14 zeigt einen aus Knop 25‰ in 40‰ übertragenen Faden, dessen Zellen sämtlich Kappenbildung aufweisen. In Leitungswasser gebracht, ging sofort die beschriebene Veränderung vor sich. Die Zeichnungen (vgl. Fig. 16) wurden nur wenige Stunden nacheinander gemacht. Verglichen mit einer Übertragung in Knop 5‰, hatte die Wasserkultur nur kurze Lebensdauer, sie hielt sich nicht viel länger, als der Vorrat an Reservestoffen der Brutzellen reichte, wie mit Jodkalium-Reaktion nachgewiesen wurde.

Fig. 15 zeigt das Auskeimen der Brutzellen durch Übertragen in frische, gleichkonzentrierte Lösung. Nach wenigen Tagen schloß das Wachstum neuerdings mit Bildung von Membrankappen ab.

Die bei *Brochythecium* so schön entwickelten dickwandigen Brutzellen weisen große Ähnlichkeit mit den Palmellen-Formen vieler Algen auf. Livingston gibt für *Stigeoclonium* das Auftreten

der Faden- und Palmellenform — als direkt abhängig vom Fallen und Steigen des osmotischen Druckes des Mediums an — eine genaue Parallele zu meinen Angaben. Raciborski tut bei seinen Versuchen mit *Basidiobolus ranarum* auch solcher „Palmellenformen" Erwähnung. Er erhielt sie durch Anwendung hohen osmo-

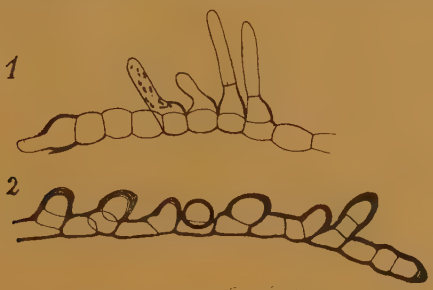


Fig. 14. *Brachythecium.*
1. Wasser (aus 40 ‰ übertragen). 2. Knoop 40 ‰ (aus 25 ‰ übertragen).

tischen Druckes, z. B. 60‰ Na Cl, 110‰ KNO_3, 200‰ Glycerin etc. Allerdings gelang es auch, durch speziell chemische Einflüsse ähnliche Gestalt zu induzieren. Ähnliches hat Ritter für die Bildung von Riesenzellen bei Mucorineen gefunden.

Fig. 15. *Brachythecium.* 1. Knoop 40 ‰ (frische Lösung).
2. Auswachsen desselben Fadens im Wasser.

Das Verhältnis zwischen *Funaria* und *Brachytecium* verschob sich bei den Übertragungen noch mehr zugunsten des letzteren — auch hielten sich die meisten Kulturen besonders lange, z. B. eine Übertragung in 40‰ volle 3 Monate.

Längsteilungen in *Brachytecium*-Protonema habe ich niemals gesehen, so sehr ich danach suchte. Servettaz gibt nämlich für

diese Spezies ein „massif cellulaire“ an. Diese Angabe wäre dahin zu berichtigen, daß solche thallöse Vorkeime auftreten können, nicht aber die Regel sind.

Plasmolytische Versuche zeigten, daß der Druck innerhalb

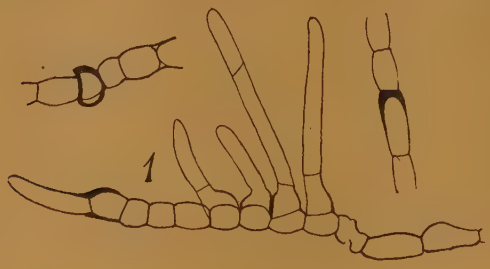


Fig. 16. *Brachythecium.*
Aus Knoop 40 ‰ in Wasser übertragen. 1) einen Tag später als Fig. 14.

der Palmellen (in Knop 40‰) eine Höhe von 0,9—1 Mol KNO_3 erreichte. Unverdickte Zellen derselben Kultur wiesen schwächere Drucke auf. Diese Differenz stimmt mit der physiologischen Auffassung der Palmellen überein.

Fig. 16a. *Brachythecium.*
Knoop 5 ‰ (aus 40 ‰), 1 Woche in Kultur.

Mit den auf Seite 56 gegebenen Resultaten der Phanerogamen verglichen, stellt sich der Überdruck des Zellsafts über den des Mediums bei Protonema als bedeutend geringer heraus.

V. Einige Versuche zur Erklärung des Vorkommens von Funaria auf Brandstätten.

Eingangs wurde an das häufige Auftreten von *Funaria* auf Feuerstellen erinnert. Der Versuch lag nahe, diese Erfahrungstatsache experimentell in ihren Zusammenhängen aufzudecken. Nachdem die Widerstandsfähigkeit dieses Mooses gegen hohe osmotische Drucke festgestellt ist, müssen die chemischen Verhältnisse diese seines Standortes geprüft werden.

Überlegt man sich den Vorgang bei der Verbrennung eines Holzstoßes, so ist es klar, daß einesteils die Produkte der vollständigen Verbrennung an der Luft, andererseits aber diejenigen der trockenen Destillation des Holzes entstehen müssen, weil die unteren Schichten ohne Sauerstoffzutritt nur langsam vergasen können. Aus der Menge der gebildeten Stoffe hebe ich die wichtigsten heraus.

Von den Holzgasen (CO_2, CO und Kohlenwasserstoffen verschiedener Konstitution) kann ich absehen, da sie sich sofort verflüchtigen.

Neben dem festen Rückstand der Holzkohle und den Aschenbestandteilen, die Pottasche und andere Salze aus dem Holzkörper enthalten und 24 Proz. des ganzen Gewichtes ausmachen, treten als typische Stoffe Holzessig und Holzteer auf. Rohholzessig, durch Klärung vom Teer befreit, hat stark empyrematischen Geruch; seine Hauptbestandteile sind: Essigsäure und viele andere Fettsäuren, Methylalkohol (Holzgeist), Aceton, Aldelyde etc. Der Holzteer enthält außerdem cyklische Kohlenwasserstoffe (Benzol, Toluol usw.) und Kreosot, welch letzteres aus Phenol, Guajacol und Kresol zusammengesetzt ist.

Eine frische Feuerstelle zeigt unter angekohlten Holzstücken eine mehrere Zentimeter dicke helle Schicht. Sie ist sehr porös und besteht nach der sehr starken alkalischen Reaktion und heftigem Aufbrausen mit Salzsäure größtenteils aus Pottasche. Darunter findet sich eine sehr locker gefügte Lage, deren Bestandteile (Aschenblättchen, Erde, Steine, Gräser etc.) weniger alkalisch sind und sehr stark brenzelig riechen; sie sind mit Holzessig und Teer imprägniert.

Im Gegensatz zu gewöhnlichem Waldboden (das gleiche Quantum der beiden Erde wurde mit gleich viel dest. Wasser ausgelaugt) ist die alkalische Reaktion noch $^1/_2$ Jahr nach dem Brande sehr deutlich. Das Eindampfen ergab deutlichen Rückstand von Carbonat — wenn auch nicht der gesamte Mehrgehalt an nicht flüchtiger Substanz darauf zu schieben ist. Jedenfalls ist die tatsächlich auf Brandstellen herrschende Konzentrationssteigerung durch den deutlichen Rückstand bewiesen. Sehr wichtig ist die Löslichkeit der oben genannten Substanzen, die Schnelligkeit, mit der sie vom Regenwasser ausgelaugt werden.

Das scheint recht langsam vor sich zu gehen. Ein Anfang Jänner abgebrannter Holzhaufen zeigte 4 Monate lang trotz starken Regens und Schneefalls starke alkalische Reaktion, nach 6 Monaten noch ganz leichte Blaufärbung von Lakmus. Der empyrematische Geruch ist kaum mehr wahrnehmbar — in den oberen Schichten fehlt er gänzlich. Dagegen gaben alte im Walde aufgefundene Brandstellen, die mit *Funaria* bewachsen waren, nur mehr neutrale Reaktion. Gleich nach dem Abbrennen säte ich auf die erwähnte Stelle *Funaria* und *Polytrichum,* ohne durch Monate eine Veränderung bemerken zu können. (Nur die erste Zeit ließ sich das durch die Winterkälte erklären.) Erst nach 5 Monaten trat Funaria-Protonema auf, das auch bald zur Pflänzchenbildung überging. *Polytrichum* keimte nicht. Dieser Vorgang veranlaßte mich, Kulturen in Pottasche anzusetzen. Ich hatte erwartet, daß die Alkalizität *Funaria* viel weniger schädigen werde als andere Moose. Doch gaben die Lösungen von Potasche 0,5‰, 1‰, 5‰, 10‰, die nebeneinander mit Sporen von *Funaria, Polytrichum, Mnium, Ceratodon* beschickt wurden, nicht den erwarteten Erfolg. 5 und 10‰ gestatteten zwar das Wachstum einiger schwächlicher Rhizoiden bei *Funaria* und *Ceratodon*, während die anderen beiden gar nicht keimten. Doch zeigte eine Übertragung in gleichkonzentrierten Knop nach 2 Wochen, daß sie ihre Lebensfähigkeit eingebüßt haben. 0,5 und 1‰ ließen bei allen Wachstum zu, es entstand schlankes, recht gelbliches Protonema, unregelmäßige Rhizoidformen. Die Kulturen blieben viele Monate am Leben, ohne ein ernstliches Besserwerden bemerken zu lassen. Auch Übertragungen förderten bei allen nur Kümmerformen zu Tage.

Die geringere Empfindlichkeit der *Funaria* gegen Alkali hat sich durch diese Versuche nicht beweisen lassen. Doch zweifle ich nicht, daß Kulturen mit viel vorsichtiger angewandter Alkalizität und gleichzeitiger Anwesenheit von anderen normalen Nährstoffen zum Ziele führen. Eine quantitative Analyse des von *Funaria* besiedelten Aschenbodens müßte die Salzprozente bestimmen. Ich mußte mich aus Zeitmangel mit den obigen Versuchen begnügen.

Auffallende Unterschiede im Verhalten von *Funaria* und *Polytrichum* gelang es mir, in Lösungen der organischen Produkte trockener Destillation des Holzes zu konstatieren. Es handelt sich um Holzessig, Kreosot und Guajocol mit oder ohne Zusatz von Knop'scher Nährlösung. Guajagol lag in Kristallform vor. Der Gehalt von Kreosot und Holzessig muß sich durch die flüssige Form etwas verschieben.

Tabelle V.

Funaria				*Polytrichum*			
Verhalten	2. Nährlösung	Aufenthalt	Keimung	1. Nährlösung	Keimung	Aufenthalt	2. Nährlösung	Verhalten
	Knop ‰	Woch.		in ‰		Wochen	Knop ‰	
			nichts	1. Kreosot / Holzessig / K_2CO_3 > 1.5	nichts			
			„	2. Kreosot / Knop > 0.83	„			
			„	3. Kreosot / Knop > 13.5	„			
tot	1	10	„	4. Kreosot 0.5	„	10	1	tot
„	1	10	„	5. Kreosot 0.25	„	10	1	„
Bild. v. Chloron. + Rhiz.	1	10	schwache Keimung	6. Holzessig 0.5	„	10	1	ganz selten schwache Fäden
Ergrünen d. Zellen, einige normale Fäden	5	4	schwache kränkliche Keimung	7. Guajacol / K_2CO_3 > 1.25	„			
Zu schönstem Chloronema + Rhizoid gewachsen	5 / 10	2 / 5	massenhaft lange Rhizoiden, etwas Protonema	8. K_2CO_3 / Holzessig > 1.25	„	2	1	Sporen etwas ergrünt, kein Keimen
stirbt ab	30	6	ganz schwache Keimversuche	9. Guajacol 0.5	etwas grüne Sporen	2	2	ganz wenig Protonema
ganz wenig Prot.	2	2				3	2	
	2	3						
recht schönes Prot.	1	2	„	10. Guajacol 0.25	„	2	1	etwas Protonema
Seltenst gekeimt	1	3				3	1	garnichts
			bleibendes schönes Protonema	11. Knop / Guajacol > 1.83	ganz seltene Fäden			
			„	12. Knop / Holzessig > 10.5	ergrünte Sporen			
			auffallend schönes bleibendes Protonema	13. Knop / Holzessig > 1.83	etwas sehr kurzlebiges Protonema			

In diesen kombinierten Nährlösungen beträgt der Gehalt an Verbrennungsprodukten:

1. 1‰ K_2CO_3 0,25‰ Kreosot. 0,25‰ Holzessig.	2. Kreosot 0,17‰
3. 0,17‰ Kreosot.	7. 1‰ K_2CO_3 0,25‰ Guajacol.
8. 1‰ K_2CO_3 0,25‰ Holzess.	11. 0,23‰ Guajacol.
12. 0,25‰ Guagocol.	13. 0,23‰ Holzessig.
14. 0,17‰ Holzessig.	15. 0,1‰ Kreosot. 0.1‰ Holzessig.

Fig. 17. *Funaria.*

1) Guajacol, K_2CO_3 > 1.25 ‰ 2) Nach 4 Wochen in Knop 5 ‰, 5 Tage Kultur.

Die Zusammenstellung dieser Kulturversuche zeigt die größere Widerstandskraft der *Funaria*, denn sie zeigt meist mehr oder weniger gesunde Keimung, vor allem aber baldiges Gesunden des Protonemas nach Übertragung in normale Lösungen. Nur gegen Kreosot sind beide Moose sehr empfindlich. Zusatz von kleinen Mengen von Guajacol und Holzessig zu komplettem Knop förderten üppiges Protonema. Von ihnen wurde das Gehalt von 0,17‰ Holzessig in 13,5‰ Knoplösung auch von *Polytrichum* ertragen. Die Vereinigung von Holzessig und Pottasche scheint durch einen

leichten Ausgleich der Reaktion relativ günstig zu sein. Die Übertragung ihrer in Konzentrationen von Knop zeigen den schönsten Erfolg.

Nach den hier mitgeteilten Versuchen ist anzunehmen, daß die Verbrennungsprodukte auch von *Funaria* nur in ganz kleinen Quanten neben anderen Nährsalzen vertragen werden können. Es wäre eine quantitative Analyse von Brandstätten nötig, um genauen Aufschluß über ihren Gehalt zu bekommen. Doch läßt sich von vornherein sagen, daß der größte Teil dieser Stoffe in beträchtlicher, der *Funaria* nicht zugänglicher Tiefe liegt. *) Anderen waldbewohnenden Moosen gegenüber zeichnet sich *Funaria* durch die Fähigkeit aus, den Einfluß dieser Stoffe ohne innere Schädigung zu überdauern — während sie auf diese (Beispiel *Polytrichum)* schon in kurzer Zeit endgültig zerstörend wirkt.

Um dieses hier nur als Nebenfrage berührte Kapitel gründ-

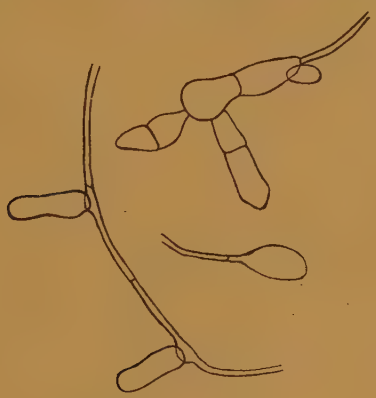


Fig. 18. *Funaria.*

Nach 5 wöchentlicher Kultur in $\frac{K_2CO_3}{\text{Holzessig}} >$ 1.25 ‰ in Knop 10 ‰.
(1 Woche.)

lich zu bearbeiten, wären zahlreiche Vergleichskulturen mit verschiedenen Moosen in langsam abgestuften Konzentrationen vieler Stoffe auszuführen. Im Rahmen dieser Arbeit muß ich mich auf die obigen unvollständigen Angaben beschränken.

Zusammenfassend ist über die Ernährungsverhältnisse der *Funaria* zu bemerken:

Sie ist imstande, sehr hohe Konzentrationen von normalen Nährsalzen zu vertragen, eine Fähigkeit, die sich durch langsame Gewöhnung noch steigern läßt. Es wurden damit Werte bis 40‰ erreicht. Vergleiche mit anderen Moosen lehren, daß *Funaria* durch diese Eigenschaft sehr vielen Konkurrenten überlegen ist.

*) Das gilt besonders vom Kreosot, das als Bestandteil des zähen Teers ganz tief sinken muß — wahrscheinlich wird es bei den niederen Temperaturen eines im Freien brennenden Holzstoßes überhaupt nur in verschwindenden Mengen gebildet. Die Tabelle zeigt seine schädliche Wirkung auf die Keimung.

Die Kulturen mit spezifischen Bestandteilen von Holzverbrennung erwiesen mit *Polytrichum* verglichen eine größere Widerstandsfähigkeit, die sich besonders dahin äußerte, daß *Funaria* die hemmenden Einwirkungen dieser Stoffe lange ertragen konnte, ohne ernstere innere Schädigung zu erleiden.

Diese beiden Angaben lassen verstehen, wie *Funaria* an Brandstellen allein unter vielen die hohen Salzkonzentrationen sowohl als die einzelnen Giftwirkungen überdauern kann, bis durch den Auslaugeprozeß des Regens die Verhältnisse normalen Wachstums wieder eintreten. Daß freilich auch noch andere Vorteile, wie zum Beispiel die Widerstandsfähigkeit der Sporogone gegen Austrocknen, worauf ich im Vergleich mit *Brachytecium* aufmerksam machte, eine Rolle spielen, darf nicht übersehen werden.

Das Verhalten der Moospflänzchen von *Funaria* wird in folgendem Kapitel beschrieben. Die dem Protonema innewohnende Widerstandskraft wird sich auch in ihnen in gewissen Grenzen zu erkennen geben.

VI. Moospflanzen.

Im Vergleich mit dem Protonema bedeutet die beblätterte Moospflanze einen großen Schritt vorwärts in morphologischer und anatomischer Hinsicht. Ihre äußere Übereinstimmung mit dem Aufbau der höheren Pflanzen erstreckt sich, wenn auch in bescheidenem Maße, auch auf die innere Organisation. Es ist bereits eine gewisse Verteilung der Funktionen auf einzelne Gewebskomplexe eingetreten. Das Wasserleitungssystem findet eine ausgeprägte Form, wie *Polytrichum* als entwickelster Typ zeigt, die Leistung der Rhizoiden bleibt nicht auf eine mechanische beschränkt, sondern tritt auch in den Dienst der Absorption etc. Diese höhere Entwicklung des Vegetationskörpers erheischt auch andere Außenbedingungen als das Protonema, sowohl für sein Auftreten als für sein Gedeihen.

Unter den Einflüssen, die das Protonema zur Bildung von Moospflanzen veranlassen, spielt das Licht eine anerkannte Rolle. Einige zur Bestätigung dieses Satzes gemachten Aussaaten von Funaria- und Polytrichumsporen auf Torf zeigten eindeutige Resultate in seinem Sinne. Neben der Lichtwirkung aber dürfen die Ernährungs- und Transpirationsverhältnisse nicht übersehen werden.

Die hier ausgeführten Versuche werde ich in folgender Reihenfolge beschreiben:

1. Auftreten von Moospflänzchen in Protonemakulturen.
2. Einfluß der Konzentration auf nicht untergetauchte Moospflanzen.
3. Einfluß der Konzentration auf submerse Pflänzchen.

Zum Schluß komme ich auf beobachtete Protonemarückschläge im Zusammenhang zu sprechen.

1. Auftreten von Moospflänzchen.

Es ist auffallend, um wieviel geschwinder und regelmäßiger das Protonema zu Pflänzchenbildung übergeht, wenn es sich auf festem Substrat unter reichlichem Luftzutritt entwickeln kann. Die Trockenheit, die Transpiration, der Widerhalt eines festen Bodens sind ihrem Auftreten günstig. In meinen Protonemakulturen ließen die ersten Pflänzchen unverhältnismäßig viel länger auf sich warten, — obwohl sie denselben Licht- und Temperatureinflüssen ausgesetzt waren — als die Aussaaten auf Torf, Lehm, Gartenerde, Filtrierpapier etc.

Die Frage nach dem Einfluß der Konzentration auf ihr Auftreten beantwortet sich dahin, daß es nur in Knop'scher Nährlösung bis 10‰ beobachtet wurde. Sowohl Einzelsalzlösungen als höhere Knop'sche Konzentrationen verhinderten ihre Bildung vollständig; letzteres ein Hinweis, wie unrichtig es ist, Trockenheit hohem osmotischen Druck aequivalent zu erachten. Doch auch bei Konzentration zwischen 1 und 10‰ blieben die Pflanzen manchmal aus. Die allerreichlichsten Pflänzchen erhielt ich bei den 2 folgenden Kulturen: Aus Knop 20‰ nach 9 wöchentlicher Kultur und aus Knop 25‰ nach 10 wöchentlicher in Knop 5‰ übertragen. In beiden begann sofort Bildung von Chloronema + Rhizoid und nach 8—12 Wochen traten reichlichst Pflanzen auf. Die direkt in Knop 5‰ ausgesäeten Sporen dagegen brachten erst nach 25 Wochen wenige Pflanzen.

Diese Beobachtungen scheinen mir mit der von Goebel geäußerten Ansicht überein zu stimmen, daß die Bildung der Pflänzchen auf den Ernährungszustand des Protonemas zurückzuführen ist. Die durch die anfängliche Übernährung und spätere plötzliche Abnahme des osmotischen Druckes bewirkten chemischen Verhältnisse in der Zelle könnten Ähnlichkeit haben mit der Konstitution blattbürtigen Protonemas, das bekanntlich besonders leicht und schnell zu Pflanzenansatz schreitet. Das plötzliche Auftreten von Moospflanzen in älteren Protonemakulturen, deren Lösung die Zersetzungsprodukte abgestorbener Fäden aufgenommen hat, möchte ich auch als Folge der Veränderung der Ernährungsbedingungen deuten.

Auffallend ist die Neigung der in Wasserkulturen gebildeten Pflanzen, sich möglichst an den Wänden des Kulturgefäßes anzusetzen.*) In anderen Fällen beobachtete ich beträchtliche Größe von Pflänzchen, die sich auf dem Gewirre des schwimmenden Protonemas über den Wasserspiegel erhoben und so die Vorteile von Licht und Transpiration genossen. All diesen halb erhobenen Pflänzchen eignete viel regeres Wachstum und längeres Bestehen als den untergetauchten.

Das oben geschilderte Benehmen veranlaßte mich nachzu-

*) Es wurden also an jenen Fäden zuerst Moosknospen angelegt und weiterentwickelt, die an den Wänden gelegen waren. Für ihre Entstehung möchte ich einesteils den Widerhalt des festen Körpers, andererseits die Möglichkeit, sich mit seiner Hilfe über dem Wasserspiegel zu erhalten, verantwortlich machen.

prüfen, inwieweit die Moospflanze höhere Konzentrationen zu ertragen vermag, wenn nur das basale Ende des Stämmchens oder die Rhizoiden mit der Nährlösung in Berührung gebracht werden.

2. Nicht untergetauchte Moospflanzen.

a) Kräftige Funariapflanzen aus gewöhnlicher Erdkultur wurden samt den dranhängenden Erdklümpchen in Nährlösung gesetzt, sodaß weder Stamm noch Blätter mit ihr in Berührung kamen.

Knop $10^0/_{00}$	Knop $20^0/_{00}$	Knop $40^0/_{00}$
Zeigt starkes Wachstum, normale Blattgröße, hie und da etwas gerollte Blattspitze. Nach $^1/_2$ Jahr Kultur noch durchaus gesund. Osmotischer Druck im Blatte: 0,35 Mol KNO_3	Sehr langsam. Wachstum. Blätter anormal klein. Stämmchen im Verhältnis zu ihnen auffallend dick. Trotzdem nach $^1/_2$ Jahr von frischer Farbe. Osmotischer Druck im Blatte: 0,5 Mol KNO_3	Stirbt nach einigen Wochen ab. Kein Wachstum.

Als anatomische Veränderung tritt eine leichte Zunahme des axillären Gewebes gegenüber der eigentlichen Blattfläche ein. Der osmotische Druck steigt mit der Konzentration.

Pflanzen von *Barbula* und *Tetraphis*, den gleichen Versuchsbedingungen unterworfen, gingen bei $20^0/_{00}$ sämtlich zugrunde, auch in $10^0/_{00}$ zeigten sie schon schädlichen Einfluß der Konzentration. Dies beweist die auffallenden osmotischen Fähigkeiten auch des beblätterten Gametophyten von *Funaria*.

b) Ganz junge Pflanzen wurden aus Torfkulturen herauspräpariert und auf durchlöcherten Korkschwimmern auf Lösungen gesetzt.

Knop $1^0/_{00}$	Knop $10^0/_{00}$	Knop $15^0/_{00}$
Sehr rasches Längenwachstum. Beblätterung der Achse sehr lückenhaft. Nach 5 Monaten hat die helle sehr lange Pflanze völlig den Habitus einer etiolierten.	Wachstum, sehr schönes Chlorophyll. Blattgröße etwas unter normal. Nach 5 Monaten gesund.	Schwaches Längenwachstum, aber reichliche Blattbildung. Nur ein ganz kleiner Teil der Versuchspflänzchen starb in den ersten Wochen ab.

Knop $25^0/_{00}$	Knop $30^0/_{00}$
Sehr langsam. Wachstum. Blätter an der Spitze d. Sprosses völlig zusammengeschoben. Chlorophyll schön grün Ein kleiner Teil der Exemplare stirbt ab.	Kein Wachstum. Nach 4 Wochen sämtlich abgestorben.

Die obere Grenze für Funariapflänzchen liegt demnach bei 25‰. Die jungen Pflänzchen stimmen in ihrer Reaktion mit den alten überein.

Die Turgorsteigerung und die deutlichen habituellen Verschiedenheiten im Bau beweisen zur Genüge, daß dies Moos sich aus seinem Substrate ernährt und nicht von dem Kondens-Wasser der feuchten Atmosphäre.

3. Untergetauchte Moospflanzen.

Nachdem so die größere Empfindlichkeit der Pflanzen gegenüber dem Protonema in Bezug auf Nährsalzkonzentration und Sauerstoffmangel konstatiert war, eröffnete sich die Perspektive, die Entwicklung durch zweckmäßige Anwendung dieser Agentien umzudrehen, also Moospflanzen zu Rückschlägen auf ihre Jugendform, das Protonema, zu veranlassen. Ich hatte zuerst gehofft, den Vegetationspunkt direkt umstimmen zu können, aus den Blattinitialen Chloronema werden zu sehen — das gelang aber nur an

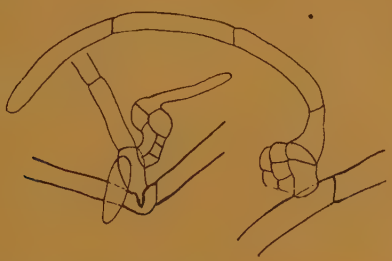


Fig. 19. *Funaria*, Protonemarückschlag.

ganz jungen wenigzelligen Moosknospen, die noch in engstem Zusammenhang mit dem Mutterfaden stehen. Fig. 19 zeigt 2 solche Rückschläge; der Chlorophyllreichtum des Protonemafadens ist ein Beweis für seine Lebensfähigkeit.

Anders jedoch steht es, wenn der Vegetationspunkt bereits seine blattbindende Tätigkeit begonnen hat.

Über das Auftreten von Protonema am Körper der Moospflanze ist zu sagen, daß z. B. *Polytrichum* bei Feuchtkultur neben den Blättern lange Rhizoiden aus der Sproßachse treibt. Es sind auffallend dickwandige, typisch dochtartig gewundene farblose Fäden — haben also dieselbe Struktur wie die zu Befestigungszwecken verwandten, ohne jemals zu dieser Funktion herangezogen zu werden. Außerdem hat man aus allen Teilen der Moospflanze (Sproßachse, Blätter, Seta, Kapsel) durch Abschneiden des betreffenden Teiles und Kultur auf feuchtem Substrat Chloronema erhalten. Nach Stahl sind es bestimmte Initialen, die zur Protonemabildung schreiten.

Ich beschreibe im Folgenden die Versuche mit untergetauchten Moospflanzen in verschiedenen Nährlösungen. Sie werden

zeigen, daß es gelingt, auch ohne Abtrennung vom Pflänzchen blatt- und sproßbürtiges Protonema zu erhalten. Es wurden zu diesem Zweck sowohl Pflanzen natürlichen Standortes versenkt, als auch die Entwickelung der in den eigenen Wasserkulturen entstandenen beobachtet.

Vorauszuschicken ist den Experimenten die Bemerkung, daß sie alle bei vollem Genuß des Tageslichtes ausgeführt wurden,

Fig. 21. Protonemarückschläge an Blättern von *Funaria*.

damit allein osmotische und Ernährungsverhältnisse für auftretende Veränderungen verantwortlich gemacht werden können.

Objekte sind *Funaria* und *Brachythecium*.

Bei ganz niederer Konzentration (z. B. Knop $1^0/_{00}$) war das Längenwachstum ein so rasches, daß die Pflanzen, sei es durch direkte Zunahme nach oben oder durch energische Aufkrümmung aus der horizontalen Lage bald den Wasserspiegel erreichten. Dort begannen sie wieder zu häufigerer Blattanlage überzugehen, während sie im Medium nur ganz vereinzelte reduzierte Blätter

getragen hatten. Mit steigender Konzentration verlagsamt sich das Wachstum so sehr, daß der Vegetationspunkt des Moosstämmchens die Luft nicht mehr erreicht und der dauernden Einwirkung der Nährlösung ausgesetzt ist. Diese kann sich auf dreierlei Weise bemerkbar machen.

1. Die Tätigkeit des Veg.-Punktes bleibt bestehen, doch läßt ihn die große Wachstumsverzögerung als ruhend erscheinen.

2. Der Veg.-Punkt hat sein Wachstum völlig sistiert, ohne jedoch Anzeichen von empfangener Schädigung zu geben. Die Lebensfähigkeit der Pflanze offenbart sich in Protonemafäden, die aus den Zellen des Stämmchens am häufigsten in den Achseln der Blätter, oft ganz nahe vom Veg.-Punkte entspringen.

Fig. 20. *Funaria* mit geschädigtem V.-P. Austreiben einer ruhenden Knospe.

3. Der Vegetations-Punkt wird völlig zerstört (Braunwerden der Zellen, manchmal Abfaulen derselben.) Oft sind die jüngsten Blätter von diesem Prozesse mitbetroffen. Andere dagegen gehen zu Protonemabildung über, das an den verschiedensten Stellen des Blattes, an der Spitze und mitten in der Fläche, auch aus dem leitenden Mittelzellstrang entspringt. Besonders dafür bestimmte Initialen sind nicht vorhanden. Fig. 21 und 26 zeigen solche Protonemarückschläge. In der überwiegenden Mehrzahl treten nur wenige Fäden an ein- und demselben Blatte auf. Die Gestalt des Protonemas hängt im weiteren Verlauf von der jeweiligen Konzentration der Nährlösung ab.

Zu bemerken ist, daß diese blatt- und sproßbürtigen Protonemen nicht unter 4‰ und nicht über 20‰ beobachtet wurden. Innerhalb dieser Grenzen aber lassen sich die Unterschiede in Schnelligkeit und Zahl ihres Auftretens schwer präzisieren.

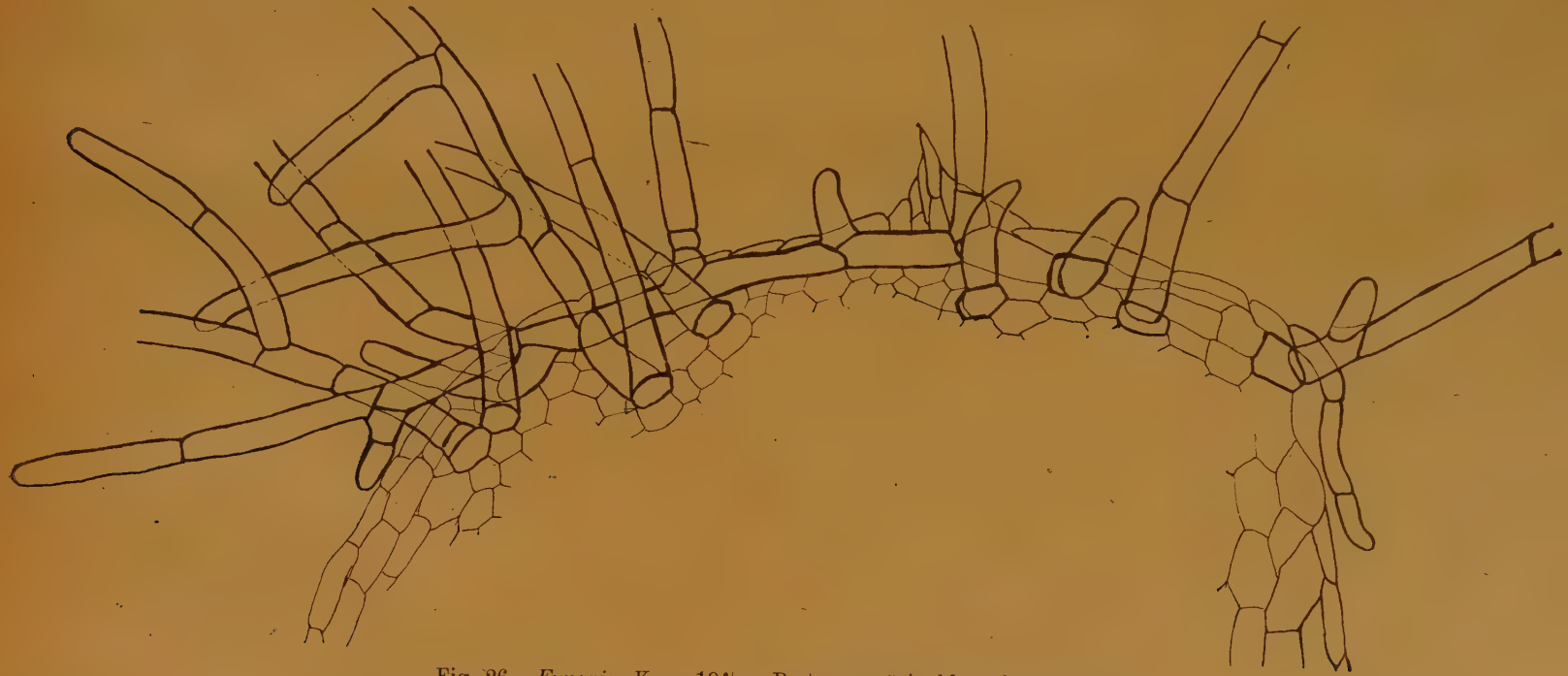


Fig. 26. *Funaria*, Knop 10‰. Protonemarückschlag eines Blattes.

Es zeigte sich nämlich, daß der jeweilige Zustand der untergetauchten Pflanzen, genauer gesagt des Vegetationspunktes selbst, einen bei den einzelnen Exemplaren sehr wechselnden Einfluß der

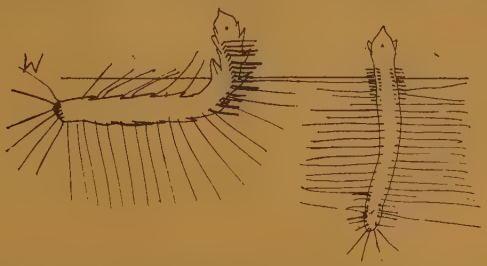


Fig. 22. Pflanzen von *Brachythecium* in ihrer Lage zum Wasserspiegel (W). Schematisiert.

Lösung bedingt. Schwächliche Pflanzen gingen stets viel schneller zu Rückschlägen über, als die kräftigeren.

Die oben erwähnte Grenze von 20‰ liegt viel tiefer als die früher beschriebenen Kulturen für die Auskeimung der Sporen

Fig. 23. *Brachythecium*, Knop 11‰. R = Wasserspiegel.

feststellten. Man darf aber nicht vergessen, daß jenes Protonema sehr langsam wuchs, also sichtbar mit dem hohen Drucke zu kämpfen hatte. Es darf uns daher nicht überraschen, wenn die Zellen der Moospflanze nur dann auf die Jugendform zurückgrei-

fen, wenn die äußeren Bedingungen für sie in der Nähe ihres Optimums liegen.

Wir haben nach ihren Entstehungsbedingungen die Protonemarückschläge an Moospflänzchen als Korrelationserscheinung aufzufassen. Die dauernde oder vorübergehende Hemmung des Vegetationspunktes durch den osmotischen Druck des Substrates veranlaßt die Pflanze, zur Bildung der Protonema überzugehen. Wir können die Reaktion insofern als zweckmäßig bezeichnen, als diese

Fig. 24. *Brachythecium*, Knop 11‰. R = Region des Wasserspiegels.

zweite Vegetationsform den äußeren Bedingungen besser angepaßt ist.

Die schon erwähnte Neigung des sproßbürtigen Protonemas, sehr bald zur Pflänzchenbildung zu schreiten, ließ sich auch in den eben beschriebenen Kulturen konstatieren. Sie zeigte sich z. B. auch in 10 ‰ Knop deutlich, obwohl die neugebildeten Pflanzen dies Medium meist nur kurz vertragen konnten. Ich fand ein paarmal die in Fig. 19 gezeichneten zu Protonema ausgewachsenen Moosknospen — also innerhalb derselben Kultur zweimal dieselbe Umschaltung. Erwähnen möchte ich noch, daß bei den untergetauchten Pflanzen manchmal umwachsen und begleitet von Chloronema ruhende Knospen des Sprosses auszutreiben begannen. Die meist kurze Lebensdauer dieser Bildungen beeinträchtigt nicht

ihren theoretischen Wert als dem Protonemarückschlag parallellaufende Korrelationserscheinung.

Schließlich möchte ich noch auf jene Fälle zu sprechen kommen, in denen das Protonema neben dem normal funktionierendene Vegetationspunkt mehr oder weniger entfernt von ihm am Sproßentstand. Am schönsten habe ich diese Erscheinung an *Brachythecium* gesehen — halte mich daher im Folgenden an diese Kulturen. Untersucht man Pflänzchen der schon erwähnten Protonemadecke, so zeigen sie die in Fig. 22 grob schematisierten Verhältnisse. Entweder senkrecht oder aufgekrümmt, haben sie alle den Vegetationspunkt beträchtlich über der Wasserfläche und seine nähere Umgebung zeigt normal gebildete zahlreiche Blätter. Das

Fig. 25. *Brachythecium*, Protonema am Stämmchen.

wird anders, sobald die Nährlösung (hier 12‰ Knop) direkten Einfluß auf das Stämmchen gewinnt. Die Blätter sind in dieser Zone spärlich und farblos, dafür entspringen aus ihren Achseln zahllose Protonemafäden, die in üppigem Wachstum innerhalb der Flüssigkeit das Stämmchen umhüllen (Fig. 25). An der Grenze zwischen Luft und Lösung stehen typische Rhizoide mit farblosem Inhalt und braunen oft schräg orientierten Wänden; sie markieren gewissermaßen den eigentlichen Beginn der Moospflanze. Fig. 23 und 24 zeigen die Verhältnisse genau. Sobald man diese Pflanzen untertaucht, tritt Ergrünen der Rhizoiden ein, ein baldiges Absterben des Vegetationspunktes und farbloswerden der Blätter. Ich fasse dieses stammbürtige Chloronema als ergrünte Rhizoide auf, wie sie sich in starken Feuchtkulturen entwickeln. Ihre

besondere Üppigkeit ist durch die ihnen zuträgliche Nährlösung bedingt. Die Spitze des Pflänzchens in der Luft führt unabhängig davon ihr Wachstum weiter. Die beiden sind durch keinerlei korrelative Beziehungen verbunden — jedes stellt die dem Medium angepaßte Organisationsform dar (Fig. 25).

Kultur von Moospflanzen in Potasche, Nitraten und organischen Stoffen wurden nicht gemacht — kann sich doch nichts prinzipell Neues ergeben, wenn die hemmende Wirkung auf den Vegetationspunkt durch rein chemische Einflüsse ausgeübt wird.

II. Phanerogamen.

Die Objekte für die im Folgenden wiedergegebenen Experimente über Konzentrationssteigerungen bei Phanerogamen wurden, wie schon eingangs erwähnt, unter Hinblick auf ihren natürlichen Standort gewählt.

Es kommen in Betracht: 1. Die Ruderalpflanzen, die Flora der Schutt- und Abfallhaufen in der Nähe menschlicher Wohnungen und 2. Die Lägerpflanzen, die Bewohner der Fettmatten um die Almhütten des Gebirges. Beide Gruppen umfassen viele Vertreter, die sich freilich nicht sklavisch an die oben geschilderten Standorte halten, immerhin aber bilden sie eine deutlich abgegrenzte Genossenschaft gegenüber den Bewohnern des humusreichen Waldbodens, Sumpfgewächsen und anderen mehr. Die beiden Gruppen sind als polyphag und nitrophil bezeichnet worden.

Folgende Untersuchungen haben in erster Linie den rein osmotischen, also physikalischen Einfluß der Nährlösungen zum Objekt genommen, während die chemische, qualitative Seite vernachlässigt wird.

In Kultur wurden folgende Pflanzen genommen: *Rumex alpinus*, *Senecio alpinus*, *Aconitum Napellus*, *Chenopodium rubrum* und *album*, *Urtica dioeica*, *Artemisia vulgaris*, *Stellaria media*, *Cirsium arvense*, *Vicia faba*, *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata*, *Impatiens Sultani*, *Tradescantia fluminalis* und *zebrina*.

Die 5 letztgenannten sind Vergleichspflanzen, um einen Maßstab der Widerstandsfähigkeit der ersten zu erlangen.

Cirsium, *Aconitum* und *Senecio* finden sich in den Tabellen nicht, weil ihre Neigung in Wasserkultur bald in Fäulnis überzugehen, jede Verläßlichkeit der Kulturen störte.

Versuchsanstellung.

Die Glaßgefäße faßten je nach Größe der Exemplare 1—3 l Lösung und waren mit schwarzem Papier umkleidet. Der Lichtzutritt, der sich besonders durch massenhaftes Auftreten der Algen als schädlich erwies, wurde von oben durch Deckel von in Paraffin gekochter Pappe oder schwarzlackierten Glasplatten, in denen die Pflanzen befestigt waren, verhindert.

Die Versuchspflanzen wurden im Freien gesammelt oder als

Stecklinge vermehrt in Topfkultur gezogen. Vor dem Übertragen in die Nährlösung kamen sie einige Tage in Wasser, um beim Ausheben bewirkte Schäden der Wurzeln heilen zu lassen. Die Nährlösungen wurden mit dem sehr kalkarmen Würmwasser angesetzt. Auch hier wie bei den Moosen wurde ein Ausfallen von unlöslichem Kalziumsalz durch Vertretung mittels Salpeter verhindert. Kleine Verschiebungen durch Mehrgaben von $MgSO_4$ und KCl ließen keinerlei die osmotische Wirkung übertönende Veränderungen zustande kommen.

Die reservestoffreichen Rhizome von *Rumex* wurden bis auf kleine Reste entfernt, um genau denselben Zutritt der Nährlösung zum Sprosse herzustellen, wie er bei den rhizomlosen Pflanzen ist.

1. Einwirkung der Konzentration auf die unverletzte Pflanze.

Die tabellarisch zusammengefaßten Resultate sind der Durchschnitt zahlreicher Kulturen. Die individuelle Verschiedenheit der einzelnen Pflanzen erschwert gerade bei den ausschlaggebenden hohen Konzentrationen die Bildung eines einheitlichen Eindruckes sehr. Es spielen auch Temperaturschwankungen, wie sie in keinem Gewächshaus zu vermeiden sind, eine große Rolle, besonders durch das Warmwerden der Nährlösungen.

Die erste Tabelle beschäftigt sich mit den Vergleichspflanzen, die ihrem Vorkommen nach kaum hohen osmotischen Drucken ausgesetzt sind.

Substrat ‰	*Vicia faba*	*Mercurialis*	*Asperula*	*Impatiens*
Wasser	Normales Wachstum in Sproß und Wurzel			
Knop 1				
Knop 3		"	"	"
Knop 5			Leichte Schädigung der Wurzeln	Gesund, auffallend klein
Knop 8	Wurzeln noch gut, Sproß geschädigt			
Knop 10		hält sich einige Tage	Kein Wurzelwachstum, hält sich 2 Wochen	Sproß frisch, kaum Wurzelwachstum
Knop 11	sofortiges Absterben			
Knop 12				Baldiges Braunwerden der Wurzeln, Sproß welkt sofort
Knop 15				
Knop 18		"	"	
Knop 20				
Knop 25				"
Knop 30				

Es zeigt sich von 10 oder 12‰ aufwärts ein schnelles Absterben der Pflanzen. Das Verhalten bis zu dieser Grenze variiert bei den einzelnen, doch liegt es nicht im Rahmen dieser Darstellung, darauf näher einzugehen.

Die 2. Tabelle faßt die Ruderalpflanzen zusammen.

<table>
<tr><th>Substrat ‰</th><th>Stellaria</th><th>Artemisia</th><th>Urtica</th><th>Chenopodium</th></tr>
<tr><td>Knop 3</td><td rowspan="4">Wachstum von Wurzel und Sproß</td><td rowspan="4"></td><td rowspan="4">Wachstum bis 8 ‰ der Sproß, dann die Wurzel bevorzugt</td><td rowspan="4">Dauer der Kultur höchstens 8 Wochen</td></tr>
<tr><td>„ 5</td></tr>
<tr><td>„ 8</td></tr>
<tr><td>„ 10</td></tr>
<tr><td>„ 12</td><td rowspan="2">Gesundes Wachstum, Gesamtgröße sehr reduziert</td><td rowspan="3"></td><td rowspan="3"></td></tr>
<tr><td>„ 15</td></tr>
<tr><td>„ 20</td><td rowspan="2">Stirbt nach den ersten Tagen ab</td><td rowspan="2">Sehr langsames Wachstum. Nach 1 Monat Schädig.</td><td>3 Wochen gesund</td><td rowspan="3">4–5 Wochen</td></tr>
<tr><td>„ 25</td><td rowspan="2">Stirbt ab</td></tr>
<tr><td>„ 30</td><td colspan="2">Stirbt ab</td><td>3–4 Wochen</td></tr>
<tr><td>„ 35 u. 40</td><td></td><td></td><td></td><td>2 Wochen</td></tr>
</table>

Die Grenzkonzentration ist deutlich nach oben verschoben. 15‰ wird hier von allen wochenlang vertragen. Das Maximum ist für *Stellaria* bis 20‰, für *Chenopodium* sogar bis 40‰ hinaufgerückt.

Zu den Einzelnen ist zu bemerken:

Stellaria. Die Kulturen bis 15‰ haben unbeschränkte Dauer und gesundes Aussehen. Ihre Gestalt strebt von dem ursprünglichen lockeren längästigem Gefüge einer gedrängten polsterähnlichen Form zu.

Artemisia. Nur ganz junge Pflanzen eignen sich zur Wasserkultur, ältere faulen leicht.

Urtica reagiert auf Wasserkultur mit baldigem Abwerfen ihrer Blätter, die schnell welken. Alle Angaben beziehen sich daher auf die in ihren Achseln entstehenden neuen Blätter, die an Größe und Stärke der Farbe niemals die alten erreichten. Auch hier muß man mit jungen neu bewurzelten Stecklingen arbeiten.

Chenopodium weist die größten osmotischen Kräfte der untersuchten Pflanzen auf. Direkt aus Wasser in 40‰ übertragene Pflanzen (Fig. 27) zeigten erst nach 2 Wochen Zeichen von Schädigung. Leider hat die Pflanze aber die Eigenschaft sehr leicht chlorotisch zu werden, sodaß es nie gelang, Kulturen durch lange Zeit gesund zu

erhalten. Es müssen daher auch die Angaben über die höheren Konzentrationen unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden, man kann sie nicht direkt mit denen von *Stellaria* und *Artemisia* vergleichen, worauf ich ausdrücklich aufmerksam mache.

3. Tabelle. *Rumex alpinus.*

Wasser	Sehr lange dünne Wurzeln, Blätter klein.
Knop 3 ‰	„
„ 5 ‰	Wurzeln kräftig, etwas rötlich. Reiches Blattwachstum.
„ 10 ‰	Wurzeln sehr kräftig und weiß. Schönes Blattwachstum. Nach 2 Monaten schwächer.
„ 15 ‰	Dicke weiße Wurzeln reichlich. Kräftiges Blattwachstum.
„ 20 ‰	Kräftige weiße Wurzeln überdauern den Sproß. Dieser wächst sehr langsam. Nach 1 Monat tritt Einrollen der Blattränder ein.
„ 30 ‰	Kurze, sehr dicke weiße Wurzeln. Blätter beginnen nach 2 Wochen zu welken.
„ 40 ‰	Wurzeln und Sproß sofort matt. Sterben ab.

Die obere Grenze liegt bei 25‰. Die Entfaltung der Pflanzen in 10 und 15‰ übertrifft die niederen Konzentrationen. Besonders in den ersten Wochen wird der Sproß mächtig gefördert und große Blätter angelegt. Nach 4—5 Wochen tritt mehr die Wurzel in den Vordergrund; sie zeichne sich weniger durch Länge als durch Festigkeit und Gedrungenheit aus. Oft überdauern die Wurzeln den Sproß bei weitem; in solchen Fällen sind die abgestorbenen Blätter mit weißen Salzkrusten bedeckt, durch deren Heraufbeförderung die Wurzel ihr Leben ermöglicht ohne durch osmotische Einflüsse geschädigt zu werden.

Es wurden dann viele Übertragungen gemacht, um durch langsame Konzentrationssteigerungen osmotische Anpassung zu ermöglichen. Die besten Resultate, die ich hier erwähnen möchte, gab *Rumex*. Es gelang, 4 wöchentliches schönes Gedeihen in 30‰ zu erreichen, indem die Pflanze vorher je 2 Wochen in 8‰, 15‰ und 20‰ kultiviert wurde. Desgleichen im 25‰ durch Übertragen aus 8‰ in 15‰. Längere Dauer für die beiden hohen Konzentrationen ließen sich jedoch nicht erreichen.

Diese und andere Versuche zeigten, daß die Möglichkeit besteht, durch Gewöhnung die obere Grenze bis 30‰ zu verschieben. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, daß durch entsprechende vorsichtige Vorbehandlung auch noch etwas höhere Werte erreicht werden könnten.

Selbst an 40‰ Knop ließ sich ein Exemplar durch langsame Übertragung gewöhnen, doch gelang es nicht, es länger als 1 Woche am Leben zu erhalten.

Die durch Konzentrationszunahme bewirkten anatomischen Veränderungen sind wenig bemerkenswert. Es ist weder ein Einfluß auf Bau und Zahl der Spaltöffnungen, nach der Gefäßbündel, nach der Mächtigkeit der Cuticula zu konstatieren. Auffallend ist aber das deutliche Abnehmen der Interzellularen im

Fig. 27. *Rumex alpinus*, in Knop 25% (Übertragungskultur).

Schwammparenchym, wie es Fig. 28 darstellt. Dabei nehmen die Blätter an Dicke zu — schon makroskopisch fällt ihre Derbheit auf. Zu erwähnen wäre noch die große Sprödigkeit der Ochrea und der Blattstiele, was wohl mit dem hohen Turgor zusammenhängt.

Bei *Urtica* variiert die Blattdicke nicht, doch sind die Zellen der hochkonzentrierten Blätter auffallend klein. Hand in Hand damit geht eine Formveränderung der Cistolythen, die viel kleiner und dafür häufiger werden (vergl. Fig. 29 u. 20) Ob die Quan-

tität des krystallisierten Salzes dadurch Schwankungen erleidet, ließe sich nur durch genaue Analyse feststellen.

Die schönsten Veränderungen wiesen die Blätter von *Tradescantia* auf, die ich genauer beschreiben will.

Im Anschluß an eine Notiz von Holtermann, daß das Wassergewebe von *Cyanotis zeylanica* regulierend auf Trocken- und Feuchtkultur reagiere, suchte ich analoge Schwankungen durch Konzentrationsänderungen hervorzurufen. Da sich die mir zur Verfügung stehende *Cyanotis somaliensis* absolut nicht in Wasserkultur entwickeln wollte, wählte ich eine andere Commelinacee, *Tradescantia fluminalis*, um diesen Einfluß zu studieren. Unerwarteterweise vertrug diese Pflanze hohe Nährstoffkonzentrationen,

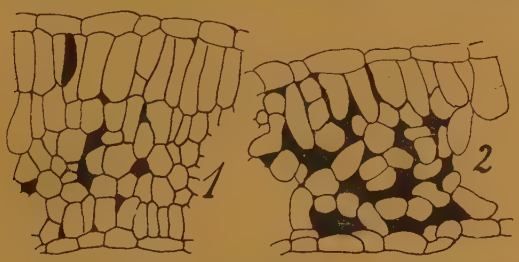


Fig. 28. *Rumex alpinus*, Blattquerschnitte.
1) Knop 20 ‰. 2) Erdkultur.

obwohl sie meines Wissens an normalen Standorten vorkommt. Vielleicht läßt sich diese Eigenschaft aus den auffallend geringen Überdrucken erklären, die sie in ihren Zellen nötig hat — ich komme im letzten Kapitel genauer darauf zurück.

Die Grenze liegt bei 20‰ Knop, in dem noch beträchtliches Wachstum entfaltet wird, 30‰ wirkt tötlich. Folgende Tabelle bringt den Zusammenhang zwischen Substratkonzentration und äußerem Habitus — die Veränderungen ließen sich zahlenmäßig feststellen.

Substrat ‰	Wurzel cm	Sproß cm	Internod. cm	Sproßspitze	Blattgröß. cm
Wasser	40	48	4		
Knop 1	18	30	2		
„ 5	15	30	2—1.5	Die 3 oberstenBlätter enger	3—3.5
„ 10	28	33	1.5	4 oberste Bl. enger	2—3
„ 13	18	25	1.5—1	„	2.5—3
„ 15	20	24	1.5—1	„	1.5—3
„ 20	12	20	1	5 oberste Bl. eng	1.5—3

Parallel zur Drucksteigerung verläuft eine Abnahme der Länge von Wurzel, Sproß, Internodien und Blättern. Die obersten haben die Tendenz, eine Rosette an der Sproßspitze zu bilden. In normaler Erdkultur sind die Blätter oft 5 cm lang.

Der Querschnitt eines Tradescantiablattes zeigt in der Mitte die chlorophyllführende parenchymatöse Schicht, in der die Leit-

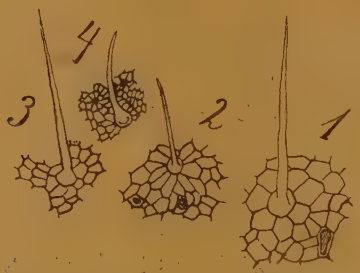


Fig. 29. Flächenansicht von *Urtica*, Blattoberseite.
1 = 5 ‰, 2 = 15 ‰, 3 = 25 ‰, 4 = 30 ‰.

bündel verlaufen, oben und unten davon ein 1-schichtiges von zylindrischen Zellen gebildetes Wassergewebe. Auf Konzentrationssteigerung reagiert es wie auf Trockenheit durch Größerwerden, ohne jedoch Querwände zu bilden. Die alten Blätter werden nach und nach abgeworfen, die neugebildeten sind auffallend dicker (und zwar besteht diese Zunahme nur aus Wassergewebe) und sind

Fig. 30. *Tradescantia*, Knop 20 ‰.

in ihren Maßverhältnissen umsomehr verschoben, als gleichzeitig die Blattfläche selbst kleiner wird. Fig. 30, 31, 32 bringen diese habituellen und anatomischen Unterschiede für Erde, 12 und 20‰ Knop.

2. Einwirkung der Konzentration auf abgeschnittene Sprosse.

Die Einwirkung der verschiedenen Nährlösungen auf den abgeschnittenen Sproß von *Rumex* und *Vicia faba* wurde mit fol-

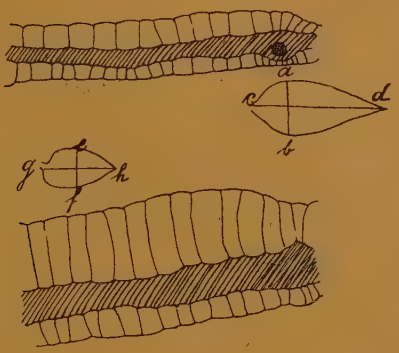


Fig. 31. *Tradescantia.* 1) Blatt einer Erdkultur. 2) in 12‰ Knop gebildet. c—d = 5.5 cm. a—b = 2.4 cm. g—h = 3 cm. e—f = 1.4 cm.

genden Resultaten geprüft. (Die Blätter, resp. Sprosse wurden unter Wasser abgeschnitten, um das Auftreten störender Luftpfropfen zu verhindern.) Das verschiedene Verhalten der beiden Pflanzen war auffallend.

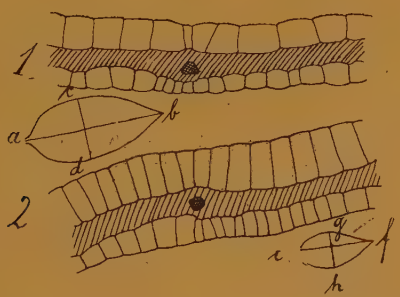


Fig. 32. *Tradescantia.* 1) Erdkultur. 2) 20‰ Knop. c—d = 2 cm. a—b = 5 cm. g—h = 1.5 cm. e—f = 2.7 cm.

Rumexblätter ließen sich bis zu einer Konzentrierung von 8‰ dauernd (das heißt eine Woche lang, dann wurden die Versuche abgebrochen) frisch erhalten, abgesehen von kleinen Farbveränderungen ins rote und gelbe. Blätter in 10‰ Knop begannen stets nach 45 Stunden matt zu werden und boten im weiteren Verlauf das Bild normalen Welkens.

15—20‰ zeigten schon nach 4 Stunden, 25—40‰ nach 2 Stunden die ersten Veränderungen, die parallel zur Konzentrationssteigerung schneller und in größerem Umfang vor sich gingen. Und zwar war zu beachten, daß die Blattrippe aufrecht stehen blieb, ja sogar härter und spröder wurde, während die Zellen der Blattspreite vom Rande her braunes, trockenes Aussehen gewannen. Das steigerte sich bei 30—40‰ nach 5 Tagen soweit, daß nur mehr die dem Hauptnerv benachbarten Partien grün und weich blieben, während der Rest der Lamina völlig ausgetrocknet und eingerollt war.

Versuche unter der Glasglocke gaben dem später bei ganzen Pflanzen zu erwähnendem Analoges. Auch die höchsten Konzentrationen wurden tagelang ertragen. Die abgeschnittenen Blätter welkten schließlich genau so, wie der feuchten Atmosphäre ohne Lösung ausgesetzte. Es wurde demnach überhaupt kein Salz aufgenommen.

Vicia faba dagegen zeigte nur bis allerhöchstens 5‰ Knop Frischbleiben; 8—10% bewirkten in 15 Stunden, 15—40‰ nach 2 Stunden völliges Abwelken. Und zwar trat hier gleichzeitig das Erschlaffen der Blätter und der Sproßachse ein — also typisch das Bild des Welkens aus Wassermangel.

Das verschiedene Verhalten von *Vicia* und *Rumex* ist ihrem verschiedenen osmotischen Fähigkeiten zuzuschreiben. Die Viciazellen geben schon bei 8‰ Knop dem Überdruck nach, treten Wasser ab und büßen ihre Turgeszenz ein. Bei *Rumex* aber werden in die Leitbündel und ihre Nachbarzellen Salze aus der Lösung aufgenommen und dadurch der Wasserverlust verhindert. Der so entstandene hohe Druck innerhalb der Blattrippe aber entreißt den Zellen der Lamina nach und nach ihre Feuchtigkeit. Auf diesem Wege kommt das Absterben vom Rande her und die langdauernde Turgeszenz der Rippe und ihrer Umgebung zustande. Die starke Salpeterreaktion in den Querschnitten der Blattnerven bestätigen diese Deutung.

3. Einfluß der Konzentration auf die Keimfähigkeit.

Anschließend an die eben geschilderten Kulturen in hoch konzentrierten Nährlösungen möchte ich noch einige Angaben über Beeinflussung der Keimung machen, die ich an *Chenopodium rubrum* gewonnen habe. Die Samen wurden in Glasschalen in Kochsalz- und Salpeterlösungen oder auch beide kombiniert ausgesäet. Sie blieben dank der ihnen anhaftenden Blütenhülle auf der Oberfläche der Flüssigkeit.

Tabelle A.

Lösung in ‰	Wurzel		Sproß		Es keimte
	1. Auftreten	erreichte Größe	1. Auftreten	erreichte Größe	
Leitungswasser	2. Tag	unbeschränkt	4. Tag	unbeschränkt	3,9. Teil
NaCl 5	2. „	1,5 cm	6. „	3,1 cm	4. „
CaCl 10	2. „	1 „	7. „	2,2 „	3,2. „
NaCl 20	4. „	0,38 „	—	—	3,8. „
NaCl 30	—	—	—	—	—
NaCl / KNO_3 > 5	2. „	1,1 „	6. „	2,8 „	3,9. „
NaCl / KNO_3 > 10	2. „	0,5 „	6. „	1,6 „	2. „
NaCl / KNO_3 > 20	3. „	0,4 „	15. „	1,1 „	2,5. „
NaCl / KNO_3 > 30	7. „	0,2 „	—	—	fast keine
KNO_3 20	2. „	0,45 „	14. „	2,1 „	3,5. „
KNO_3 30	3. „	0,3 „	—	—	3,2. „
KNO_3 40	—	—	—	—	—

Tabelle B zeigt das Verhalten von Samen, die nach längerem oder kürzerem Aufenthalt in Lösungen, die das Auskeimen verhinderten, in Wasser zurück übertragen wurden.

Tabelle B.

Nach Tagen	in ‰	Wurzel		Sproß		Es keimten
		1. Auftreten	erreichte Größe	1. Auftreten	erreichte Größe	
7	NaCl 30	1. Tag	unbeschränkt	3. Tag	unbeschränkt	3,5. Teil
25	NaCl 30	1. „	„	6. „	„	10. „
40	NaCl 30	2. „	verkümmert	—	—	12. „
7	NaCl 40	1. „	unbeschränkt	3. „	unbeschränkt	2. „
19	NaCl 40	1. „	„	5. „	„	2,2. „
28	NaCl 40	1. „	„	7. „	„	5,5. „
7	NaCl 50	1. „	„	3. „	„	3,4. „
19	NaCl 50	1. „	„	6. „	„	4,5. „
28	NaCl 50	2. „	verkümmert	—	—	1,9. „
11	NaCl / KNO_3 > 30	1. „	unbeschränkt	3. „	unbeschränkt	5,1. „

Im Allgemeinen ist zu bemerken, daß nur das Auskeimen und die erste Bildung von Sproß und Wurzel beobachtet wurde. Weiterwachstum ließ die Versuchsanordnung nicht zu.

Aus den beiden Zusammenstellungen läßt sich entnehmen: Salpeter und Spalpeter + Kochsalz lassen bei 20‰ noch normale Anlage von Sproß und Wurzel zu, für Kochsalz allein sinkt die Grenze bis 10‰. Jegliche Keimung verhindern 30‰ Kochsalz, 40‰ Salpeter.

Der Prozentsatz der ausgekeimten Samen bleibt in allen Fällen annähernd gleich. Es scheint also die schädigende Wirkung der Konzentration ganz plötzlich aufzutreten, ohne langsame Übergänge zu machen. Deutlich bemerkbar jedoch macht sich ihre immer stärker hemmende Kraft in der absinkenden Geschwindigkeit der Keimung, der Größe von Wurzel und Sproß der Keimpflanzen. Reihe 3 und 5 enthalten die Maße.

Interessant ist die in Tabelle B festgelegte Tatsache, daß die Einwirkung von 30—50‰ Kochsalz innerhalb gewisser Zeitgrenzen eine nur hemmende, nicht schädigende ist. Werden die in solchen Salzlösungen vorbehandelten Samen in Wasser übertragen, so sind sie sowohl in der Schnelligkeit des Auskeimens, in der Lebenskraft der kleinen Pflänzchen, als auch im Keimprozent den direkt im Wasser ausgesäeten überlegen.

Diese Versuche lehren, daß Chenopodien-Samen einen Aufenthalt in Salzlösungen von 50‰ (ich zweifle nicht, daß auch noch höhere Konzentrationen bei entsprechend kürzerer Zeit ertragen würden!) gesund überstehen, ja sogar eine Förderung dabei erfahren, wenn rechtzeitig für Verdünnung der Lösung gesorgt wird.

Angaben von Storp über den Einfluß des Kochsalzes auf die Keimung der Gerste lassen die Widerstandskraft der Chenopodiumsamen besonders auffallend erscheinen. Nur 0,1‰ Na Cl gab normale Entwickelung. Alle höheren wirken hemmend; schon bei 5‰ (seiner höchsten Konzentration) ist das Keimprozent mit Wasser verglichen auf den 14. Teil gesunken, die Keimung um 8 Tage verzögert und die wenigen Blattkeime 5 mal kürzer als die normalen.

Einige wenige Versuche habe ich mit Rhizomen von *Rumex* vorgenommen. Sie wurden nach mehrtägiger Behandlung mit KNO_3-Lösungen der Weiterentwicklung in Erde oder Wasser überlassen. So glückte es, an Rhizomstücken noch gesunde, wenn auch anfangs schwächliche Blattbildung hervorzurufen, nach dem es 8 Tage lang in KNO_3 40‰ gelegen war. Über die Mengen des tatsächlich aufgenommenen Salzes und die osmotischen Verhältnisse innerhalb des Rhizoms kann ich keine Angaben machen.

Die beiden letzten Resultate weisen darauf hin, daß man zur Erklärung der Ernährungsverhältnisse von Ruderalpflanzen auch ihre Fortpflanzungsmöglichkeiten heranziehen muß. Ich meine: Vorübergehende Anhäufung osmotisch wirksamer Substanz rufen an Samen und Rhizomen keine zerstörende Wirkung hervor. So sind sie im Gegensatz zur großen Mehrzahl der übrigen Pflanzen befähigt, diese Hemmungsperiode zu überdauern und bessere Be-

dingungen abzuwarten. Die hier vorausgesetzten Schwankungen in der Nährtoffkonzentration sind an den beschriebenen Standorten durch den ersten besten Regenguß gegeben.

Im Zusammenhang wäre demnach über das Verhalten von Läger- und Ruderalpflanzen gegen hohe osmotische Drucke zu bemerken: Im Vergleich mit Bewohnern normaler Standorte weisen sie eine größere Widerstandsfähigkeit gegen osmotische Drucke auf, wie sie zahlenmäßig in den Tabellen niedergelegt ist. Welche Rolle dabei die Turgorkraft der Zellen spielt und in welcher Weise sie sich den äußeren osmotischen Verhältnissen anpaßt, soll im letzten Kapitel abgehandelt werden. Hier wäre nur noch festzustellen, daß die Hauptbetonung auf das Wort Ertragen hoher Konzentration zu legen ist. Das bedeutet: Die Schädigung ist nur zeitlich mehr oder weniger hinausgeschoben, der Zeitpunkt ihres Auftretens läßt sich durch vorsichtige Übertragung immer weiter hinausrücken, nicht aber läßt sie die Frage dahin beantworten, daß der hohe Druck des Substrats ein bedingender Faktor des Gedeihens sei.

Die Fähigkeit von Ruderalpflanzen, auch in hohen Nährstoffkonzentrationen eine gewisse Zeit zu überdauern muß bedingt sein durch die Turgorzunahme in ihren Zellen, mit der sie auf die äußere Druckzunahme reagieren. Um genauen Aufschluß darüber zu erlangen, wurden die Drucke sowohl der Nährlösung als der Pflanzenzelle einer Messung unterworfen.

4. Osmotische Drucke der Nährlösungen.

Um die osmotischen Drucke der einzelnen Nährlösungs-Konzentrationen kennen zu lernen, bestimmte ich mit dem Beckmannschen Thermometer die jeweilige Erniedrigung des Gefrierpunktes. Diese Methode ist einfach und gibt verläßliche Resultate, während die Berechnung mittels Dissociations-Coeffizienten bei so zusammengesetzten Lösungen wie der Knop'schen kaum ausführbar ist.

Eine Gefrierpunkterniedrigung ($\triangle$) von 1° C entspricht einem osmotischen Druck von 12,05 Atmosphären. Für eine Durchschnittstemperatur von 20° (in der die Versuche ausgeführt wurden) gibt folgende Formel die Werte: $p = 12{,}05 \triangle \frac{273 + 20}{273 - \triangle}$ da der osmotische Druck der absoluten Temperatur proportional ist. Vom $\triangle$ im Nenner sehe ich ab, da die kleine dadurch bewirkte Veränderung hier keine Rolle spielt.

Tabelle A enthält die Gefrierpunkterniedrigungen, die Drucke für 0° und 20°. Tabelle B schiebe ich nur ein, um die osmotische Stellung der Knop'schen Nährlösung innerhalb anderer Salzlösungen anzudeuten. Die von mir mit den 3 genannten Salzen angesetzten Kulturen hatten sich bald als zwecklos für die Fragestellung erwiesen, da die chemische Giftwirkung alle andern Einflüsse überwog. Am schädlichsten wirkte NH_4NO_3, während $Ca(NO_3)_2$ und

KNO_3 bis zu 15‰ noch wochenlang von *Tussilago* und *Rumex* ertragen würden.

Tabelle A.

Konzentrationen (Knop'sche Lösung) ‰	△ °	Drucke At bei 0°	Drucke At bei 20°
2	0.075	0.904	0.970
5	0.142	1.711	1.836
8	0.190	2.389	2.456
10	0.275	3.814	3.556
15	0.421	5.073	5.443
20	0.560	6.748	7.241
25	0.650	7.832	8.504
30	0.741	8.929	9.581
35	0.876	10.556	11.326
40	1.012	12.195	13.085

Tabelle B.

Salzlösung ‰	△ °	Drucke At. bei 20°
5 KNO_3	0.192	2.476
5 NH_4NO_3	0.161	2.082
5 Knop	0.142	1.836
5 $Ca(NO_3)_2$	0.110	1.422
10 KNO_3	0.390	5.043
10 NH_4NO_3	0.291	3.622
10 Knop	0.275	3.556
10 $Ca(NO_3)_2$	0.223	2.883
15 KNO_3	0.466	6.025
15 Knop	0.421	5.443

Bei gleichem prozentualem Gehalt hat demnach Salpeter den höchsten Druck, es folgen Ammonnitrat, Knop und schließlich Calciumnitrat.

5. Osmotische Drucke in den Zellen.

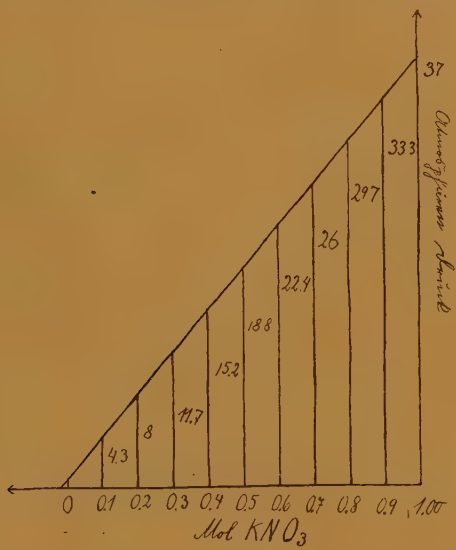
Auf plasmolytischem Wege wurde dann der Druck innerhalb der Pflanzen gemessen. Feine Oberflächenschnitte, also die Epidermiszellen der Blattrippen dienten als Objekt. Die Beobachtung genau derselben Gewebe an ein und derselben Stelle möglichst gleichaltriger Blätter bürgt für die Kommensurabilität der gewonnenen Zahlen. Als Plasmolytika wurden Rohrzucker und Salpeter

verwandt, hergestellt in Lösungen von 1 Gramm-Molekül-Substanz im Liter Lösung und dann mit der Bürette verdünnt. Die Messungen wurden öfters wiederholt, da bekanntlich das erste Eintreten der Plasmolyse bei manchen Objekten nicht gleich zweifellos festzustellen ist.

Bevor ich die gewonnenen Zahlen tabellarisch zusammenstelle, möchte ich in Kürze den Gang ihrer Berechnung angeben, den ich aus Renners Schrift „Über Berechnung des osmotischen Druckes" entnehme.

1. KNO_3.

Für 1 Mol Salpeter im Liter wird bei 18° ein Druck von 37 Atmosphären veranschlagt, für 0,1 Mol 4,3 Atmosphären.



Die dazwischenliegenden Werte gewinne ich durch graphische Darstellung. Die durch die 2 Punkte 37 und 4,3 festgelegte Kurve fällt annähernd mit einer geraden Linie zusammen. Ich kann daher die kleinen Wertsteigerungen, die sich für die Werte bis zirka 0,5 ergeben würde, vernachlässigen.

Die Salpeterwerte zwischen 1 und 2 Mol entnehme ich Fittings Arbeit (Seite 237).

2. Zucker.

Diese Berechnung gestaltet sich komplizierter. Das hohe Molekular- und das geringe spezifische Gewicht dieses Körpers (m = 342, s = 1,6) bringen es mit sich, daß der Unterschied zwischen einer volum- und einer gewichtsnormalen Lösung sehr groß ist. Da (wie früher angegeben) die Rohrzucker-Lösungen aus technischen Gründen volumnormal hergestellt werden, muß ihr Gehalt in Gewichtsnormalitäten umgerechnet werden. Es dient dazu die Formel: $mg = \frac{m \cdot 1000}{1000 - 214\ m}$, worin m die Gramm-

moleküle im Liter Lösung bezeichnet; 214 das Volumen von 1 Mal Rohrzucker (aus $\frac{m}{s} = \frac{342}{1.6} = 214$), also jene Menge Wassers, die in der volumnormalen Lösung auf Gewichtsnormalität fehlt.

Die Ausrechnung zeigt, daß der Unterschied mit steigender Konzentration immer größer wird.

Die dazugehörigen Drucke ergeben sich durch Interpolation aus den zitierten Tabellen, da sich dort Werte bis 1,58 Mol berechnet finden.

Tradescantia

Substrat $^0/_{00}$ Knop	isotonische KNO_3-Lösung in Mol.	Druck At.	Differenz zwischen Turgor und Druck der Nährlösung in At
Wasser	0.12	5	
5	0.18	7.5	5.6
8	0.19	7.7	5.24
10	0.23	9.0	5.44
12	0.23	9.0	4.68
15	0.25	9.7	4.25
20	0.32	12.4	5.15

Rumex.

Wasser	0.45	17.0	
Erde	0.42	15	
5	0.52	19.6	17.76
15	0.80	29.7	24.25
20	0.90	33.2	25.95
30	0.95	35.2	25.61
40	1.00	37.6	23.91

Chenopodium.

Wasser	0.35	13.4	
5	0.50	18.8	16.96
10	0.80	29.6	26.00
15	0.90	33.2	27.75
20	1.15	41.9	34.65
25	1.3	43.7	35.19
30	1.65	58.0	48.41
40	1.85	64.1	51.01

Rumex (Rohrzucker-Messung).

Substrat ‰	isotonische Lösung in Mol.	umgerechnet in Gewichtsnormalit.	Druck in At.	Differenz zwisch. Turgor u. Druck der Nährlösung in At.
Wasser	0.55	0.62	15.94	
Erde	0.58	0.66	17.03	
8	0.70	0.82	21.46	19
10	0.80	0.96	25.47	21.91
15	1.00	1.27	34.5	29.05
20	1.15	1.52	42.65	45.40
30	1.55	2.31	66.73	57.14

Wider Erwarten stellten sich bei Messungen mit Rohrzucker die Werte des Zellturgors höher als bei Salpetermessungen. Das würde von der Fähigkeit des Rohzuckers zeugen, leichter ins Plasma zu diffundieren als Salpeter, was eigentlich nicht anzunehmen ist.

Bei allen 3 untersuchten Pflanzen nimmt der osmotische Druck der Zelle mit steigender Substratkonzentration zu. Verschieden aber verhalten sie sich in Bezug auf den Überdruck, den die Zelle gegenüber dem Medium aufweist. So steigen bei *Tradescantia* die beiden osmotischen Werte parallel zu einander an, die Differenz zwischen Zelldruck und Lösungsdruck bleibt eine annähernd gleiche und beträgt im Durchschnitt 5 Atmosphären.

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse für *Chenopodium* — das schon bei niederen Konzentrationen und in Wasser allein kultiviert bedeutend höheren Turgor aufweist als *Tradescantia*, hier nimmt der Überdruck nämlich mit steigender Konzentration ständig zu und erreicht bei 40‰ einen Wert von 51 Atmosphären. *)

Rumex steht zwischen den beiden. Die Überregulation geht nicht weiter als bis 25,9 Atmosphären, dann tritt ein Kleinerwerden der Differenzen ein.

Vergleicht man diese Resultate mit der Zusammenstellung bei Stange, so fallen zuerst seine niederen Höchstdrucke von 0,6 Mol auf, die er an seinen Versuchspflanzen (*Triticum*, *Lupinus*, etc.) erzielte. Die in viel engeren Zahlengrenzen gewonnenen theoretischen Anschauungen aber stimmen genau mit *Chenopodium* überein; sowohl in Bezug auf die „Überregulation" als auch auf das Steigen der Intensität der Turgeszenz mit der Konzentration.

Ein Zurückgehen des Überdruckes bei hohen Konzentrationen, wie *Rumex* es bei 30‰ Knop zeigt, findet eine Parallele in seinen Kochsalzkulturen von *Plantago maritima*, *Cochlearia* etc., die auch bei 29‰ Na Cl + 2‰ Knop Abnahme der Differenz

*) Wie früher angegeben, werden diese beiden höchsten Konzentrationen von 30 und 40‰ Knop nur nach langsamer Anpassung durch Übertragung ausgehalten. Die Abnahme der Überregulation hängt vielleicht damit zusammen.

aufweist. Der hier in Kochsalz gemessene Druck von 0,9 Mol Na Cl stimmt ungefähr mit meinen 0,95 Mol KNO_3 überein. Diese Gegenüberstellung mit einer typischen Salzpflanze läßt die osmotischen Fähigkeiten der Ruderalpflanze klar an den Tag treten.

Die an Wurzeln ausgeführten plasmolytischen Messungen zeigten durchgängig niederen Druck als die Zellen der Blattrippe. Diese Tatsache wurde auch von Hannig konstatiert, der daraus auf ein Druckgefälle durch den ganzen Pflanzenkörper schließt. Die Wurzel weist jedoch noch immer höhere osmotische Werte auf als die umgebende Nährlösung, so daß keine Gefahr besteht, daß ihren Zellen Wasser entrissen werden könnte.

6. Transpiration.

Das Vorhandensein des eben erwähnten Gefälles vom Blatt zur Wurzel scheint umso nötiger, als die saugende Kraft des Transpirationsstromes nur eine minimale sein kann. Es zeigte sich nämlich, daß die Spaltöffnungen der Blätter bei Kultur in Wasser, Erde und 5‰ Knop offen waren, bei 10‰ größtenteils und weiter oben vollständig geschlossen waren. Also ist bei den höheren Konzentrationen der Feuchtigkeitsverlust minimal. Die Untersuchung der Stomata wurde nach Molischs Methode mit absolutem Alkohol ausgeführt, von mikroskopischer Kontrolle begleitet.

Um weitere Aufschlüsse über den Zusammenhang zwischen Konzentration und Transpiration zu erhalten, setzte ich *Rumex* und *Chenopodium* unter gutschließenden Glasglocken an, unter denen bald eine sehr warme wasserdampfgesättigte Atmosphäre herrschte, wie das niedergeschlagene Kondenswasser bewies. Diese Kulturen zeigten folgende Eigentümlichkeiten.

1. Die Unterschiede zwischen den Pflanzen hoher und niederer Konzentration verwischen sich. Wurzelwachstum ist relativ schwach. Die Blätter von *Rumex* zeigen zarte Struktur, helle Farbe und wachsen schnell, besonders die Blattstiele weisen beträchtliche Länge auf. Drei Kulturen in 3, 10 und 20‰ wiesen ähnlichen Habitus auf. *Chenopodium* zeichnet sich durch kräftige Sproßbildung aus — ich hielt hier nur die höchsten Konzentrationen unter Glocken. Alle diese Exemplare erhielten sich auffallend lange in gesundem Wachstum, wodurch sie deutlich von den in freier Luft kultivierten abstachen.

2. Die Spaltöffnungen stehen samt und sonders offen.

Als 3. Punkt stellt sich die Höhe des Turgors in Gegensatz zu den gewöhnlichen Kulturen — er ist bedeutend niedriger. Als Beispiel gebe ich einige Zahlen von *Chenopodium*:

Knop 30‰	1,65 Mol	(3 Wochen Kultur)
„ (Glocke)	0,8 „	(40 Tage Kultur)

oder

Knop 40‰	1,85 Mol	(2 Wochen Kultur)
„ (Glocke)	0,90 „	(30 Tage Kultur)

Beim Entfernen der Glocke steigt der osmotische Druck. Er wurde bei diesem letzten Exemplar nach 3 Tagen mit 1,4 festgestellt — dann erfolgte Absterben der Pflanze. Die nicht ganz

eindeutigen Resultate der Spaltöffnungsuntersuchung weisen auf verschieden rasches, aber unbedingt eintretendes Schließen hin.

Die Zahlen bedeuten, daß der Turgor der Glockenkulturen mit 30—40‰ Kulturen von 10 höchstens 15‰ Knop entspricht. Die Konzentration hat also nur zum Teil Einfluß auf die Pflanze genommen. Die schützende Wirkung der Glockenkulturen hätte man sich wohl in folgender Weise zu erklären: die feuchte Atmosphäre schließt die Transpiration aus, die offenen Stomata sind nur ein Beweis der geringen osmotischen Spannung innerhalb der Zellen. Im Gegenteil, die Blätter nehmen Feuchtigkeit aus der Luft auf und vermögen in dem eintretenden starken Wachstum die ihnen zugeführten Salze gleich zu verwenden. Der weitaus größere Teil jedoch bleibt in den Wurzeln stecken, bedingt durch das Fehlen der großen Druckdifferenzen, die in den anderen Kulturen ihre saugende Wirkung ausübten. Das langsame und schwächliche Wachstum der Wurzeln und ihr früheres Absterben zeigen, daß sie viel stärker als der Sproß der schädigenden Wirkung der Nährlösung ausgesetzt sind.

Es bleibt noch die Frage offen, auf welche Weise die Turgorsteigerung in den Zellen bewirkt wird. Nach meinen Beobachtungen möchte ich sowohl die durch die Wachstumsverzögerung in den einzelnen Zellen länger festgehaltenen Assimilate, als auch die direkt aus dem Substrat aufgenommenen Salze dafür verantwortlich machen. Die Ansicht, daß Wachstumsveränderungen regulierend auf den Turgor wirken, ist z. B. von Copeland vertreten worden. Ich erinnere auch an die in Moosprotonemen stattfindende Anhäufung von Stärke und Chlorophyll, manchmal auch Öl, die durch langsames Wachsen bedingt ist.

Die reichliche Aufnahme von Salzen ist durch folgende Beobachtungen wahrscheinlich gemacht: 1. Beim Einsetzen von *Rumex* aus reinem Wasser in Konzentrationen bis 25‰ läßt sich völliges Gleichbleiben der Wurzeln beobachten, höchstens ein rasch vorübergehendes Nachlassen ihrer Turgeszenz. Eine so rasche Adaption der Zelle an den hohen Außendruck aus eigenen Mitteln ohne Aufnahme osmotisch wirksamer Substanz von außen scheint mir ausgeschlossen.

2. Den Gehalt von Salpeter konnte ich in den Blattstielen von *Rumex* (am auffallendsten in den Leitbündeln) mittels der Diphenylaminschwefelsäure-Reaktion deutlich feststellen — die Blaufärbung wurde mit steigender Konzentration immer intensiver. Ferner wurde beobachtet, daß viele der in hoher Konzentration absterbenden Blätter mit einer mehr oder weniger deutlichen Kruste von Salzkristallen bedeckt war.

Auffallend ist die Tatsache, daß ganze Wurzelstöcke noch lange gesund und kräftig blieben, während im Sprosse schon längst die schädigende Wirkung der hohen Nährlösungskonzentrationen begonnen hatte. Auch diese Erscheinung läßt sich in dem Sinne deuten, daß die aufgenommenen Salze nicht in der Wurzel bleiben, sondern sofort nach oben weitergeschafft werden. So erklären sich die großen Überdrucke der Blattzellen, die die Ursache ihres schließlichen Absterbens werden.

Quantitative Angaben über den Aschengehalt der kultivierten Pflanzen auf analytischem Wege habe ich nicht gewonnen. Copeland hat auf diese Weise die reichliche Aufnahme von Kalium als Turgorsteigerer erkannt. Stange stellte ebenfalls Zunahme des Aschengehaltes fest, doch waren die gefundenen Mengen nur für einen Teil des Druckzuwachses der Zellen verantwortlich zu machen. Wieler gibt bei seinen plasmolytischen Versuchen Zuckerzuwachs und Salpeteraufnahme an, die gemeinsam die plasmolysierende Wirkung hypertonischer Lösungen rückgängig machten.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Protonemen der Laubmoose eignen sich zur Kultur in Nährlösung. Die mit verschiedenen Arten ausgeführten Versuche zeigen, daß die obere Grenze der von ihnen ertragenen Konzentrationen der Knop'schen Lösung zwischen 15‰ und 40‰ liegt. Langsame Steigerung des Salzgehaltes durch Übertragung verschiebt die Tatsachen insofern, als die auftretenden Wachstumshemmungen dabei viel geringer sind, als bei direkter Einwirkung der letzterreichten Konzentration. Die Art der durch hohen Salzgehalt bewirkten Formveränderungen am Protonema waren bei den untersuchten Moosen qualitativ gleich; quantitativ, besonders was die Membran betrifft, weichen sie von einander ab. Die verschiedene Widerstandskraft der einzelnen Arten gegen hohe Drucke sowohl als chemische Einflüsse läßt sich mit der Beschaffenheit ihrer natürlichen Standorte in Beziehung setzen. Für *Funaria* ist diese Frage genauer erörtert.

Der Einfluß der Ernährung auf die Bildung verschiedener Stadien im Funaria-Protonem stellt sich folgendermaßen dar: Rhizoiden sind als Hungerformen aufzufassen, sie entstanden bei mangelnder Konzentration oder beim Fehlen einzelner Salze. Trennzellen sind ein Zeichen der Erschöpfung, wie sie bei Konzentrationen bis 20‰ Knop nach monatelangem kräftigen Wachstum eintritt. Das Zerfallen des Protonemas in schizolyte dickwandige Brutzellen ist an hohe Konzentrationen (von 25‰ aufwärts) geknüpft. Ihr Auskeimen erfolgt am raschesten bei Übertragung in sehr schwach konzentrierte Lösungen, auch Wasser. Die Fähigkeit der Zellen, Druckverminderungen zu ertragen, ist innerhalb 0‰ und 40‰ unbeschränkt. Plötzliche Steigerungen dagegen wirken abtötend, wenn sie Differenzen von 25‰ überschreiten. Die osmotische Anpassung an die jeweiligen Außendrucke offenbart sich deutlich in der verschiedenen Art und Weise, wie Pro-

tonemen mit verschiedener Vorbehandlung in ein und demselben Medium weitergedeihen.

Den beblätterten Moospflanzen wird im Allgemeinen eine größere Empfindlichkeit gegen Konzentrationssteigerungen zuzuschreiben sein. *Funaria* ließ sich bis 25‰ Knop, andere Arten dagegen nur bis 10 und 15‰ gesund erhalten. Noch eingreifender gestaltet sich die schädigende Wirkung, wenn die Pflanzen submers kultiviert werden. Es tritt da schon von 4‰ an der hemmende, schließlich zerstörende Einfluß auf den Stammvegetationspunkt ein — als dessen Folge sich Protonemarückschläge aus Sproß- und Blattzellen beobachten lassen. Direkte Umstimmung des Vegetationspunktes gelang mir nur an ganz jungen Moosknospen.

Was das Auftreten von Moospflanzen in den Protonemakulturen betrifft, wäre zu bemerken: das Fehlen eines festen Substrats sowohl als der Mangel an Sauerstoff und Transpiration halten ihre Bildung unverhältnismäßig lange zurück. Die näheren Umstände ihres schließlichen Auftretens lassen annehmen, daß sie in Folge gewisser Ernährungsverhältnisse im Protonema gebildet werden. In allen untergetauchten Kulturen erreichten sowohl die darin entstandenen als auch die hineinübertragenen Pflänzchen nur geringe Größe.

Es konnte durch zahlreiche Kulturen gezeigt werden, daß Vertreter der Ruderal- und Lägerflora im Ertragen hochkonzentrierter Nährlösungen ausdauernder sind, als Bewohner des Waldbodens etc. Besonders durch langsame Steigerung gelang es, Werte bis 30‰ ja sogar bis 40‰ für einige Zeit ohne sichtbare Störung auf die Pflanzen einwirken zu lassen. *Chenopodium* gab die besten Resultate, während sich *Rumex alpinus* durch besonders üppige Entfaltung in 15‰ und 10‰ Knop'scher Nährlösung auszeichnete.

Anatomische Veränderungen konnten nur in geringem Umfang beobachtet werden. (Wassergewebe bei *Tradescantia*, Interzellularen bei *Rumex*, Cistolythen bei *Urtica* etc.)

Versuche mit Chenopodiensamen lehren, daß sie ihre Keimfähigkeit nicht einbüßen, wenn sie mit Konzentrationen bis 50‰ NaCl und KNO_3 (die höchste von mir angewandte Menge) vorbehandelt werden. Eine analoge Widerstandsfähigkeit von Rumex-Rhizomen gegen Salpeter läßt mit den obigen Nährlösungskulturen zusammengestellt folgende Deutung der Ernährungsverhältnisse der Ruderalgruppe zu: Sie vermögen in allen Entwicklungsstadien auf andere Pflanzen ernstlich schädigend wirkende Nährstoffan-

reicherungen lange Zeit zu ertragen und behaupten somit beim Eintritt optimaler Verhältnisse den Platz.

Messungen des osmotischen Druckes in den Blättern der kultivierten Pflanzen ergeben, daß der Zelldruck mit der Konzentration der angewandten Salzlösung steigt. Diese Zunahmen verlaufen aber nicht parallel miteinander, sondern die Differenz zwischen Turgor und Substrat wird immer größer, anders ausgedrückt: der Überdruck steigt. Die höchsten gemessenen Werte bei *Rumex* und *Chenopodium* weisen bei 37 und 64 Atmosphären einen Überdruck von 25 und 51 Atmosphären auf. Verantwortlich für den hohen Zellturgor sind einesteils die Assimilate zu machen, die infolge des verlangsamten Wachstums überreich in den Zellen der Pflanze gespeichert werden — anderseits die aus der Nährlösung aufgenommenen Salze, die schließlich das Absterben der Pflanze herbeiführen müssen.

Die den einzelnen Konzentrationen Knop'scher Nährlösung zukommenden Drucke wurden mit dem Beckmann'schen Apparat ermittelt und sind auf Seite 54 zusammengestellt.

Literaturverzeichnis.

Artari, Der Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Algen. (Pringsheims Jahrbücher 40 u. 43.)

Benecke, W., Über die Keimung der Brutknospen bei *Lunularia cruciata*. (Botan. Zeitg. 1903.)

— Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Conjugatenfäden in einzelnen Zellen. (Pringsheims Jahrbücher. 1898. Bd. 32.)

Boas, F., Zur Physiologie einiger Moose. (Hedwigia. Bd. LIV.)

Copeland, The relation of nutrient salts to turgor. (Botanical Gazette. 1897. 24.)

Correns, Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge.

Drabble, The relation between the osmotic strength of cell-sap and the physical envirronement. (Biochemical Journal. 1907.)

Fitting, Osmotische Druckverhältnisse und Wasserversorgung der Wüstenpflanzen. (Zeitschr. f. Botanik. 1911.)

Frank, Chemische Reizerscheinungen bei *Chlamydomonas*. (Botan. Ztg. 62. 1904.)

Goebel, Über Jugendzustände von Pflanzen. (Flora. 1889.

— Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. (Sitzber. d. bayr. Akad. d. Wiss. 1899.)

— Organographie. I. Teil. p. 338. 365. 457.

— — II. Teil. p. 347.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 1909. p. 208.

Hannig, Untersuchungen über die Verteilung des osmotisches Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. (Deutsche botan. Ges. 1912.)

Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe.

Isaburo-Nagai, Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. (Flora. 1914.)
Klar, Technologie der Holzverkohlung. Berlin 1903.
Lesage, Recherches experimentales sur la Germination des spores du *Penicillium glaucum*. (Ann. d. scienc. natur. 1. 1895.)
Livingston, Notes on the Physiologie of *Stygeoclonum*. (Botanical Gazette. 39. 1905.)
— Change of form in green algae. (Botanical Gazette. 30. 1900.)
Molisch, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen. (Ztschr. f. Botanik. 1912.)
Neger, Biologie der Pflanzen.
Nernst, Theoretische Chemie. 1895. p. 123.
Pringsheim, E., Wasserbewegung und Turgorregulation bei welkenden Pflanzen. (Pringsheims Jahrbücher. 1906.)
Raciborski, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise von *Basidiobolus ranarum*. (Flora. 1896. 82. 107.)
Renner, Über die Berechnung des osmotischen Druckes. (Biol. Centralbl. 1912. 32. 8.)
Richter, A., Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. (Flora. 1892.)
Richter, A. v., Über *Zygosacharomyces mellis acidi*. (Mycolog. Centralbl. Bd. I. 1912. H. 3—4.)
Ritter, Über Rugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen. (Ber. d. botan. Ges. 1907. 25. 253.)
Rosenberg, Über die Transpiration der Halophyten. (Ovfersigt af kongl. Vetenskop Akademiens Forhandlingar. 1897.)
v. Rysselberghe, Reaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Brüssel 1899.
Schimper, Laubmoose.
Schöne, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. (Flora. 1902.)
Schröder, Pflanzenleben der Alpen. § 6.
Servettaz, Développement des mousses en milieux sterilisés. (Annales des sciences naturelles. 1913. 17.)
Stahl, Über künstlich hervorgerufenes Protonema an dem Sporangium der Laubmoose. (Botan. Zeitg. 1876.)
Stange, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen Phanerogamen. (Botan. Zeitg. 1892.)
Storp, Über den Einfluß von Chlornatrium auf den Böden und das Gedeihen der Pflanzen. Berlin 1883.
Tottingham, A quantitative Chemical and Physiological study of nutrient solutions for plant cultures. (Physiological Researches. Baltimore 1914.)
Weiler, Plasmolytische Versuche mit unverletzten Phanerogamen-Pflanzen. (Pringsheims Jahrb. 1887. V.)
Westerdiyk, Regeneration der Laubmoose. (Recueill Neerlandais.)

Lebenslauf.

Ich bin am 23. I. 1891 in Graz in Steiermark geboren, Tochter des verstorbenen K. K. Universitätsprofessors Wilhelm Gurlitt und seiner Frau Mary, geb. Labatt. Nach Besuch der Volks- und Bürgerschule der evangelischen Gemeinde und 3 Jahren im städtischen Mädchenlyceum machte ich nach 2 Hospitantenjahren im I. Staatsgymnasium im Juli 1909 die Matura. Ein Semester studierte ich an der Grazer Universität, die folgenden 3 in München, ging dann für 2 weitere nach Freiburg i. B., um mit Beginn des Sommerhalbjahres 1913 an die Münchener Universität zurückzukehren. Hier begann ich mit meiner Dissertation bei Geheimrat v. Goebel. Ihre Ausführung beschäftigte mich bis zu Beginn des Krieges. Die Arbeit wurde dann unterbrochen und erst im Frühjahr 1915 zusammengestellt.

Gern benütze ich die Gelegenheit, vor allem meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die vielen Anregungen und das Interesse, mit dem er meine Arbeit stets begleitete.

Auch Herrn Professor Renner möchte ich für seine freundliche Hilfe danken.

Ludwiga Gurlitt.